ORSAY
n° d'ordre :

UNIVERSITE DE PARIS-SUD

CENTRE D'ORSAY

THESE

présentée

Pour obtenir

Le grade de DOCTEUR d'Etat

Spécialité: SCIENCES NATURELLES.

PAR

Jacques BELLIARD

SUJET : Analyse génétique et physiologique du système de contrôle photopériodique de la floraison chez le mil africain (*Pennisetum typhoïdes* (Burm.) Stapf et Hubb.).

Fascicule 1

soutenue le 18 Juin 1982 devant la Commission d'examen

MM. VIGIER Ph. Président

CAUDERON A.

CHAMPAGNAT P.

COMBES D.

GUERN J.

PERNES J.

ORSAY
n° d'ordre :

UNIVERSITE DE PARIS-SUD

CENTRE D'ORSAY

THESE

présentée

Pour obtenir

Le grade de DOCTEUR d'Etat

Spécialité: SCIENCES NATURELLES.

PAR

Jacques BELLIARD

SUJET : Analyse génétique et physiologique du système de contrôle photopériodique de la floraison chez le mil africain (*Pennisetum typhoïdes* (Burm.) Stapf et Hubb.).

Fascicule 1

soutenue le 18 Juin 1982 devant la Commission d'examen

MM. VIGIER Ph. Président

CAUDERON A.

CHAMPAGNAT P.

COMBES D.

GUERN J.

PERNES J.

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Ce travail a été réalisé au Centre National de la Recherche Scientifique (C.N.R.S.) à Gif-sur-Yvette (F-91190), dans le laboratoire de Génétique et Physiologie du Développement des Plantes (G.P.D.P.) dirigé par Jean Pernès.

Le matériel végétal étudié a été cultivé au Phytotron et dans les Superserres de Gif-sur-Yvette.

Avant-propos.

Je remercie Jean Pernès qui m'a accueilli dans son laboratoire pendant 7 années ; cette thèse est le fruit de notre collaboration. Grâce à lui, j'ai appris à regarder les plantes....

Je remercie tous les membres du jury qui ont bien voulu accepter de juger ce travail, ainsi que tous ceux et celles qui m'ont aidé à le réaliser.

Mes remerciements vont enfin à tous les étudiants et stagiaires africains que j'ai pu côtoyer au laboratoire et qui m'ont permis, à travers de nombreuses discussions, de mieux connaître le mil. Grâce à eux, cette plante aura été pour moi beaucoup plus qu'un matériel d'étude ; elle m'aura permis de découvrir une autre civilisation, celle du continent africain, qui a gardé encore assez de sagesse pour placer une plante, le mil, au centre de ses croyances religieuses.

"Une fleur est un rameau
qui a mal tourné"...

P. Champagnat

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543515_0015

S O M M A I R E

Pages

A - INTRODUCTION 1

I. PRESENTATION DU SUJET ET OBJECTIF DU TRAVAIL ENTREPRIS 1

II. ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE 4

B - ANALYSE DU COMPORTEMENT FLORAL D'UN CERTAIN NOMBRE DE GENOTYPES ETUDIES DANS LES SUPERSERRES ET AU PHYTOTRON 22

I. MATERIEL ET METHODES 22
- a) Les conditions de culture 22
- b) La réalisation des croisements 23
- c) Le matériel végétal 25
- d) Caractères étudiés sur les plantes et méthodes de calcul. 27

II. DIVERSES EXPRESSIONS DE LA SENSIBILITE PHOTOPERIODIQUE DU MIL DANS NOS CONDITIONS DE CULTURE 31
- a) Etude du délai de floraison en conditions d'éclairement et de longueur de jour naturels (superserres) d'une série de parents (lignées) et d'hybrides F_1..... 31
- b) Comportement des lignées $23D_2B_1$, Ligui et Massue en conditions de Phytotron pour des longueurs de jours variées 40
- c) Etude du développement et de la floraison de Ligui, $23D_2B_1$ et leurs hybrides réciproques en Phytotron 16h, 16h puis 9h et Superserres 12 h 30 42
- d) Les phases du développement chez le mil et description histologique de la transformation du méristème végétatif en méristème floral 44

III. ANALYSE GENETIQUE EN CONDITIONS DE PHYTOTRON (salle 12) DES F_1, F_2, et BC ENTRE PLANTES FLORALES EN 16 H.[F] ET PLANTES NON FLORALES EN 16 H. ([f]) 52

a) Comportement des hybrides F_1 entre Ligui [F] et $23D_2B_1$ [f] 52

b) Analyse des croisements de retour (back-crosses) 52

c) Analyse de la génération F_2 54

d) Difficultés de lecture du comportement floral 54

e) Conclusion 55

C - ETUDE DE L'INTEGRATION DU SYSTEME GENIQUE I DANS LE GENOME NUCLEAIRE PAR LA FABRICATION DE LIGNEES ISOGENIQUES 58

I. LES ETAPES DE LA PREPARATION DU MATERIEL VEGETAL 59

a) Sélection de lignées isogéniques $23D_2B_1$ [Pr] 59

① Suivie de l'évolution d'un certain nombre de marqueurs quantitatifs et qualitatifs au cours de la réalisation des différents back-crosses 59

② Choix dans la descendance en autofécondation du BC_5 [Pr] de plantes destinées à fournir des familles isogéniques de $23D_2B_1$ 63

③ Estimation de la variabilité résiduelle des familles BC_5AF_2 [Pr] 66

④ Croisement diallèle entre les familles de plantes obtenues (A, B, C, D) et $23D_2B_1$ 66

b) Sélection de lignées isogéniques $23D_2B_1$ $[F]_{16h}$ 69

① Etude de la génération BC_5 [F] AF_2 69

② Etude à différentes longueurs de jour (9h - 12h - 16h - 24h) en Phytotron salle 12 de la génération BC_5 [F] AF_3 73

③ Réalisations des croisements diallèles entre les familles retenues (E, F, G, H) et $23D_2B_1$ 75

II. BILAN DU COMPORTEMENT FLORAL EN PHYTOTRON ET EN SUPERSERRE DES LIGNEES ISOGENIQUES OBTENUES PAR RAPPORT AUX PARENTS DE DEPART 77
a) Courbes de réponse des lignées isogéniques pour différentes longueurs de jour au Phytotron 77
b) Analyse quantitative du caractère précocité (ETP) 79

III. ANALYSE DES CARACTERES GENETIQUEMENT LIES OU NON AU "SYSTEME I" 81
a) Appréciation de la variabilité résiduelle des lignées isogéniques obtenues 81
b) Analyse sur des marqueurs qualitatifs 82
c) Analyse sur les caractères quantitatifs 84
① Synthèse des résultats des analyses en composantes principales 84
② Synthèse des analyses diallèles (méthode de Griffing) 93
③ Synthèse des analyses diallèles (méthode de Hayman) 93
d) Conclusion 94

IV. MODELE GENETIQUE DE LA FLORAISON POUR LE MIL 96

D - DISCUSSION - CONCLUSION 100

E - BIBLIOGRAPHIE 106

F - ANNEXES 122

A - INTRODUCTION

I - PRÉSENTATION DU SUJET ET OBJECTIF DU TRAVAIL ENTREPRIS.

La floraison est un phénomène complexe et primordial de la vie d'un végétal qui a, de tout temps, suscité l'intérêt et la curiosité des hommes. Très tôt, des recherches nombreuses ont eu pour objectif de comprendre ses processus et leur déterminisme, mais beaucoup d'inconnues subsistent encore. Dans le cadre des activités du laboratoire G.P.D.P. (Génétique et Physiologie du Développement des Plantes), nous avons choisi de la considérer comme une étape du développement d'un végétal en essayant d'évaluer l'apport de la génétique mendélienne à la compréhension de ce phénomène.

Un certain nombre de raisons nous ont conduits à choisir le mil (*Pennisetum typhoïdes* (Burm.) Stapf et Hubb.) comme matériel d'étude. Traditionnellement, les physiologistes de la floraison utilisent des espèces comme *Pharbitis*, *Xanthium*, *Anagalis*, etc, mais celles-ci sont en général mal connues sur le plan génétique. Pour réaliser l'étude que nous nous proposions de faire, il fallait disposer d'une espèce dont la diversité génétique soit suffisante, ce qui ne peut guère exister que chez une espèce domestiquée. C'est ce que le mil africain nous offrait en abondance dans son aire d'origine (Sahel). Là, préservé de l'érosion génétique à une époque où celle-ci était très importante pour beaucoup d'autres espèces cultivées (cf. R. Portères 1957), le mil présentait toute la diversité de formes et de comportements que nous recherchions. Dans cette zone où la culture du mil se pratique encore de façon très traditionnelle, le mil cultivé se trouve en contact permanent avec les diverses formes spontanées (*P. violaceum* - *P. mollissimum*) avec lesquelles il s'hybride facilement. Le mil aussi bien spontané que cultivé est une plante allogame, diploïde

à 2n = 2x = 14 chromosomes, ce qui assure un brassage important de caractères adaptatifs variés (Belliard et al 1980, Pernès et al 1980).

Cette variabilité génétique énorme s'est avérée très précieuse pour notre étude, car il a suffi de rechercher dans les différentes populations de mils cultivés pour trouver toute une série de comportements variés, aussi bien au niveau de la morphogenèse que du comportement floral et des marqueurs biochimiques (isozymes) ou de coloration.

Quant aux caractères de floraison qui nous préoccupaient plus particulièrement, on trouve traditionnellement dans toutes les zones de culture du mil en Afrique deux types de comportements très différents ; toutes les plantes sont semées au début de la saison des pluies en juin-juillet,* selon les régions, à une période de l'année où les jours sont les plus longs. Une première catérorie de plantes qualifiées de "précoces" fleurit en août alors que les jours sont encore longs et on les récolte en septembre-octobre. Ces plantes assureront une production de soudure dans certaines régions, ou bien constitueront la production principale dans d'autres zones où la saison des pluies est courte et se termine en septembre. Une deuxième catégorie de plantes qualifiées de "tardives" ne fleurit que lorsque les jours ont une durée inférieure à 12 heures, c'est-à-dire après l'équinoxe de septembre. La floraison de ces variétés aura lieu courant octobre et elles seront récoltées en novembre-décembre. Ces variétés peuvent avoir une productivité supérieure à celle des formes précoces mais elles sont également plus vulnérables aux aléas climatiques (irrégularité des précipitations) et parasitaires pouvant survenir au cours de leur cycle. On constate d'ailleurs que depuis quelques années ces variétés ont tendance à disparaître des zones sahéliennes les plus touchées par la sécheresse car elles n'arrivent plus à terminer leur cycle et les paysans les ont remplacées par des variétés précoces seules capables de donner une petite production dans des zones où la pluviométrie est très faible (quelquefois moins de 300mm) et très aléatoirement répartie.(cf rapports O.R.S.T.O.M., Clément et al.).

Notre objectif n'était pas d'aborder l'ensemble des problèmes liés à la floraison, mais seulement d'analyser plus en détail un point d'articulation dans le développement de la plante : l'induction photopériodique. Celle-ci suppose que certains génotypes soient capables de percevoir un ou

* Dates valables pour l'Afrique de l'ouest.

plusieurs signaux liés à l'alternance jour-nuit. L'analyse de leur perception et de leur support biochimique font l'objet de nombreuses études de la part des physiologistes. On doit admettre que l'information extérieure est ensuite transmise, après un certain nombre de relais, jusqu'à un point précis du génome de la plante qui va enclencher les étapes qui aboutiront à la floraison et à tous les processus morphogénétiques la concernant. Est-il possible d'avoir accès à ce (ou ces) point(s) cible(s) du génome avec les outils de la génétique ? C'est ce que nous avons essayé de montrer par ce travail.

A côté de son aspect fondamental, cette étude présente aussi un intérêt direct en amélioration des plantes pour comprendre le comportement de celles-ci dans leur milieu naturel, analyser les processus ayant joué un rôle dans le contrôle des flux de gènes et ajuster leur cycle de développement en fonction des contraintes et des besoins.

En effet, lorsque l'on étudie des populations de plantes en équilibre dans leur milieu naturel (il s'agit ici de plantes cultivées et l'homme est un des principaux facteurs qui contrôlent cet équilibre), on s'aperçoit qu'un des éléments prépondérants de l'adaptation de ces populations à leur environnement est l'optimisation de l'ajustement de leur cycle de développement aux conditions offertes par le milieu agricole. C'est donc, aussi, en ayant en tête l'importance des retombées pratiques d'une telle étude que nous avons essayé de comprendre l'action des facteurs environnementaux sur le développement d'une plante comme le mil.

La chronologie du développement dépend de deux catégories de composantes :

- les unes exogènes sont liées à la sensibilité photopériodique et à tous les facteurs du milieu qui peuvent influer sur le développement (température - humidité - intensité lumineuse - etc..).

- les autres endogènes dépendent d'une chronologie interne codée par l'information génétique de la plante et régie par le réseau des corrélations entre organes.

Dans le travail qui va être décrit ici, nous avons donc été amenés à nous intéresser en parallèle à ces deux aspects du déterminisme du développement et de l'induction florale chez le mil.

Avant de présenter plus en détail le matériel végétal utilisé et de décrire la démarche expérimentale adoptée, nous allons faire le point sur les données bibliographiques concernant les problèmes qui nous intéressent.

II - ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE

La liaison entre photopériodisme et floraison n'a été faite que relativement récemment. Pourtant, depuis la plus haute antiquité, la floraison de certaines espèces végétales a été associée à des fêtes saisonnières en particulier au moment du solstice d'hiver et d'été. Ces repères naturels étaient plus reliés au climat global de la région qu'au facteur astronomique. Ce type d'observation existe dans toutes les zones climatiques, même celles qui sont proches de l'équateur, où la variation de la longueur du jour reste faible, ce qui suppose un système de perception très sensible. Pour que ce système fonctionne bien, il semble nécessaire que la plante dispose à la fois d'un signal astronomique (longueur du jour) et d'une bonne synchronisation avec tous les facteurs du milieu. Il est possible que l'inaptitude à fleurir en jours longs ou en jours courts de telles plantes provienne autant d'une désynchronisation du métabolisme de la plante vis-à-vis des facteurs environnementaux, que d'un blocage de la floraison par le mécanisme de perception de la longueur du jour. Parmi les rôles adaptatifs que pourrait avoir une telle particularité de l'induction florale, mentionnons la synchronisation avec les saisons favorables et défavorables à la végétation (saison sèche ou saison des pluies en zone tropicale - saison froide ou saison chaude en zone tempérée) ou la synchronisation des floraisons des individus d'un groupe reproductif donné ou bien à l'opposé leur isolement reproductif par rapport à d'autres groupes en jouant sur des seuils de sensibilité photopériodique différents (Belliard et Pernès 1977).

Dès 1878, Kjellman (cité dans Naylor, A.W., 1961) avait eu l'idée de faire pousser des plantes dans les zones arctiques pour observer leur comportement floral, mais c'est en 1912 que J. Tournois (Wellenziek, 1960, Vince-Prue, 1975, Bernier, 1982) découvrit que la longueur du jour était le facteur principal de contrôle de la floraison chez certaines plantes. Ses travaux présentés à l'Académie des Sciences de Paris rapportent des expériences effectuées sur 2 plantes de jours courts qui se sont révélées par la suite être d'excellents matériels pour ce genre d'études. Il s'agit du houblon japonais (*Humulus japonicus* Sieb et Zucc) et du chanvre (*Cannabis sativa* L.). Tournois avait réussi à éliminer les effets du "passé" de la plante, de la température, de l'hygrométrie ainsi que la variabilité génétique pour ne plus analyser que l'effet de la longueur du jour. Il montra que le comportement floral n'est pas lié à la diminution de la quantité de lumière reçue en jours courts et il conclut en disant que la floraison précoce observée en jours courts était due aux courtes photopériodes journalières d'éclairement. Il allait même plus loin en disant que "c'était moins le raccourcissement des jours que l'allongement des nuits" qui était en cause. D'autres expériences étaient prévues par Tournois (Evans, 1969), mais la guerre de 14-18 mit fin à sa carrière scientifique.

Par la suite, entre 1920 et 1940, Garner et Allard étendirent ces observations à de nombreuses autres espèces végétales et proposèrent les termes de "photopériode" et "photopériodisme".

Nombreuses sont les plantes chez lesquelles la floraison est sous le contrôle de facteurs environnementaux comme la température, ou la longueur du jour (plantes de jours longs ou de jours courts). Les analyses génétiques de ces systèmes sont relativement rares et certaines d'entre elles ont été étudiées et discutées en 1978 lors du colloque international du C.N.R.S. sur la physiologie de la floraison (groupe 6). (n° 285). En particulier chez le blé (*Triticum aestivum*), les travaux de C.N. Law montrent que les gènes responsables de la vernalisation (induction de la floraison par le froid) sont au nombre de 5 et 3 d'entre eux ont été localisés sur les chromosomes 5A, 5D et 7B (le blé est un allohexaploïde 2 n = 6x = 42 AA BB DD x = 7). Chez cette plante, ce type d'étude a bénéficié de l'excellente connaissance cytogénétique du matériel pour lequel on

possède tout un arsenal de monosomiques, de lignées d'addition et de substitution permettant de comparer des situations claires en ajoutant ou en retirant un chromosome dont il est facile de préciser le rôle. Pourtant malgré cette avance énorme par rapport au mil, on constate l'absence d'une description claire de l'intégration génotypique du phénomène floral.

Au cours des mêmes discussions, Murfet I.C. a décrit ses résultats montrant que chez le pois (*Pisum sativum*) on trouvait trois sortes de variétés :

- des variétés précoces insensibles à la longueur du jour,

- des variétés tardives de jours longs dont la réponse florale est peu modifiée lorsque la durée du jour varie,

- des variétés tardives très sensibles à la longueur du jour et dont la floraison est très retardée en jours courts.

Des croisements réalisés entre toutes ces variétés ont montré que 4 loci *lf*, *e*, *sn et hr* étaient responsables de l'ensemble de ces types de de comportements. De nombreux effets pleïotropiques existent entre ces différents gènes qui jouent un rôle sur la durée de la phase juvénile, sur la sensibilité photopériodique, sur la réponse à la vernalisation, sur le développement de la fleur une fois le méristème différencié, sur la sénescence, etc. Grâce à eux, il est possible de contrôler certaines composantes de la morphogenèse de la plante, comme par exemple le nombre de feuilles émises avant la première fleur, ou le nombre d'aisselles qui porteront une fleur. On peut aussi contrôler la production d'une gibberelline particulière (GA_E) qui influe sur le délai de floraison et la sénescence. Ce travail réalisé sur le pois aurait cependant gagné en précision si un usage plus systématique de lignées isogéniques avait été fait. Il est en effet difficile dans certains cas de discriminer ce qui revient aux différents gènes étudiés ou aux différences de contexte génotypique.

Chez *Nicotiana sylvestris*, il existe des réponses du même genre avec blocage de la floraison en jours courts et induction par les jours longs.

Ceci correspond typiquement à un comportement de plante des zones tempérées symétrique de celui des plantes des zones tropicales.

Chez le riz, *Oryza sativa*, les travaux de Ikeda, K. ont montré qu'il existait un contrôle photopériodique de la floraison (induction par les jours courts), le phytochrome semblant être le pigment récepteur du stimulus photopériodique. Une série d'expériences conduites en Phytotron sur cette plante montre une grande convergence des réponses florales avec celles obtenues au Phytotron de Gif-sur-Yvette sur le mil.

Les travaux de Katayama T.C. sur cette espèce (*O. sativa*) et sur des espèces voisines du genre *Oryza* (*O. glaberima* - *O. perennis* - *O. barthii* - *O. breviligulata*) montrent que 70 à 100% des lignées étudiées dans chacune de ces espèces sont sensibles à la longueur du jour (caractère considéré par l'auteur comme avantageux aussi bien en conditions de sélection naturelle qu'artificielle).

Une synthèse bibliographique très complète des différentes publications relatives à la réponse florale du riz à la photopériode est fournie par le bulletin n° 8 (3ème édition) de l'I.R.R.I. (The International Rice Research Institute), (Vergara B.S. and T.T. Chang, 1976).

Le maïs a été beaucoup plus étudié que le mil mais les études sur le photopériodisme chez cette plante sont assez peu nombreuses. On trouve même des ouvrages de biochimie et physiologie récents qui affirment que le maïs est une plante insensible à la longueur du jour (T.C. Moore, 1979). On sait pourtant que les formes tropicales de maïs présentent une forte sensibilité à la longueur du jour (plantes de jours courts absolues) et la plupart des variétés des zones tempérées sont des plantes de jours courts préférantes bien que aptes à fleurir en jours continus. On trouve enfin quelques génotypes insensibles à la longueur du jour.

Dans une étude réalisée sur 8 variétés de maïs appartenant au groupe des précoces, Rood et Major (1981 a et b) ont montré que si l'on croise les lignées les plus précoces avec les plus tardives, les hybrides obtenus sont précoces (dominance de la précocité), mais ils ont un nombre de feuilles supérieur à la moyenne des parents. Du fait d'une variabilité génétique importante dans le taux d'émission des feuilles, on ne trouve pas de corrélation nette

entre délai d'épiaison et nombre de feuilles. La superdominance trouvée pour le taux d'émission des feuilles permet de sélectionner des maïs hybrides précoces ayant plus de feuilles que les lignées de précocité comparable (ce qui pourrait peut-être permettre d'accroître les capacités de photosynthèse des variétés précoces). D'après les mêmes auteurs, la sensibilité photopériodique joue un rôle peu important dans l'adaptation des maïs du groupe précoce aux zones de latitude élevée. Par contre la photopériode jouera un rôle très important lorsque l'on voudra introduire les maïs tropicaux dans les zones de latitude élevée pour élargir la base génétique des variétés sélectionnées.

Après ce bref rappel de quelques analyses génétiques et physiologiques de l'influence des facteurs environnementaux (température - longueur du jour) sur l'induction de la floraison chez un certain nombre de plantes, nous allons passer en revue les principaux travaux réalisés dans ce domaine chez le mil. Ces travaux peuvent être classés en deux catégories bien distinctes :

- une série de mesures globales de la précocité chez un certain nombre de génotypes dans des conditions de milieu variées, mais sans étude de l'interaction avec le phénomène longueur du jour. Ces données, obtenues par les chercheurs indiens, sont toutes très convergentes et montrent qu'il y a une bonne héritabilité du caractère. Bien que cet aspect n'ait pas été approfondi par ces chercheurs, ces études incitent le lecteur à une recherche plus poussée sur la nature du phénomène sensibilité à la longueur du jour chez le mil.

- deux séries d'études menées en champ par deux sélectionneurs de mil ; Burton G.W. à la station d'amélioration du mil de Tifton en Georgie (U.S.A.) et Bilquez A.F. à la station de recherches de Bambey au Sénégal. Avec ces études, on trouve pour la première fois une nette séparation des notions de Précocité et de Sensibilité photopériodique, mais les conditions de culture en champ avec des longueurs de jour difficilement maîtrisables empêchent une lecture claire du phénomène étudié.

Introduit en Inde à partir des centres d'origine africains, (2000 ans avant J.C. d'après Vishnu - Mittre 1968) le mil est une plante de toute première importance dans ce pays où les conditions de culture ne sont pas toujours très favorables. Cette céréale rustique et susceptible de s'accommoder de peu d'eau et d'engrais joue un rôle très important dans l'alimentation humaine de ce pays qui lui consacre de gros efforts de recherche et de sélection.

Un certain nombre de publications d'auteurs indiens concernant la précocité chez le mil décrivent des analyses de diallèles ou de "top-cross" sur un certain nombre de lignées ou de populations pour lesquelles ils ont étudié différents caractères agronomiques dont la précocité. En règle générale, ces études montrent que le matériel d'origine africaine offre une variabilité génétique beaucoup plus importante que celle des matériels d'origine américaine ou indienne et ceci pour presque tous les caractères étudiés. La précocité constitue un facteur prépondérant de la différenciation des mils cultivés ; toutes les études apportent des conclusions très convergentes quant à l'hérédité de cette précocité pour laquelle les variances AGC* et ASC** sont toujours très significatives. Nous avons résumé ces résultats dans un tableau (tableau 1) mentionnant les auteurs, la date et le lieu de l'expérimentation, la nature du matériel utilisé ainsi que quelques estimations des variances AGC et ASC obtenues.

Dans l'ensemble, l'héritabilité de la précocité semble assez élevée (Lal, S., Singh D., 1970) et il est également possible d'obtenir des gains de précocité de l'ordre de 1 à 6 jours par des combinaisons hybrides bien choisies.

Certaines études plus détaillées de la précocité ont été réalisées par Ram, H.H. et Singh, A., 1975 et par Phul, P.S., Singh, T.H., et Gupta, S.P., 1970. L'hérédité de la précocité est étudiée par des croisements diallèles entre différentes lignées interprétés selon la méthode de Hayman (1954).

AGC* = Aptitude générale à la combinaison
ASC** = Aptitude spécifique à la combinaison

TABLEAU 1. - ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE DE LA PRECOCITE DE FLORAISON

Auteur	Lieu d'expérimentation et date	Matériel utilisé	A G C	A S C
BASAVARAJU R. et al 1980	Mysore 6 (Sud-Inde) 1980	Top cross entre lignées ♂ stérile ♂ fertile US et indiennes lignées ♂ st. : 23A ; $23D_2A$; $239D_2A$; $126D_2A$; 628A ; ML1 lignées ♂ fert. : 71-A97 ; 71-A256 J104 ; J934 ; K559 ; JT328 JT337 ; JT772 ; 3501 ; 3503	Var HS J 104 ĝi = -6,26 J 934 ĝi = -4,03 23A ĝi = -1,38 ML-1 ĝi = -1,28	Var HS 23A x JT 328 effets $\hat{s}ij$. non fournis
RAMANUJAM, S. 1976	Delhi (nord) Kanpur (nord) (province Uttan Pradesh) 1976	Sel 14 KF 674 Syn Sel 25 KF 677 A 1/3 Sel 173 KF 678 S 530 Sel 216 F 848 IP 853 Sel 247 F 1284 HN 17 KF 249 APC Fod 421 Fod 422	Var AGC HS estimation des gi : 1 Sel 25 = -2,25 ; 6 S 530 = -1,23 2 Sel 173 = -1,71 ; 7 HN 17 = -1,14 3 Sel 14 = -1,60 ; 8 F 848 = -0,64 4 Sel 247 = -1,59 ; 9 F 1284 = -0,55 5 IP 853 = -1,41 ; 10 A 1/3 = -0,48	Var ASC HS effets $\hat{s}ij$. non fournis 24 combinaisons hybrides donnent de bonnes ASC
TYAGI, C.S. 1975	Hissar (province Haryana) 1975	H-19 H-91 H-30 H-126 H-48 H-224 H-52 H-375 H-80 H-403	Var AGC HS estimation des gi : H-80 = -2,95 H-403 = -1,92 H-375 = -1,59 H-48 = -1,24 H-126 = -1,01	Var ASC HS estimation des sij. H-19 x H-403 = -5,92 H-19 x H-126 = -4,19 H-19 x H-30 = -3,10 H-80 x H-224 = -1,31
GUPTA, V.P. 1971	Ludhiana (province Punjab) 1970	30 variétés indiennes 70 lignées indiennes 25 variétés africaines 51 lignées américaines	Vg/Vp héritabilité de la Précocité au sens large : élevée pour les variétés indiennes et africaines 0,70 0,42 maximum de variabilité dans les 0,73 mils africains 0,49	
GUPTA, S.P. 1971	Ludhiana (province Punjab) 1970	18 lignées indiennes, US et africaines croisées sur 3 ♂ st. Tift. 23A (US), L101A, L103A	Var AGC ĝi ♀ Tif 23A = 0,09 L 101A = 1,04 L 103A = -1,12 ♂ AKPI = -4,86 S 350-361-128-2 = -4,52 IP 49-19-5 = -2,97 Georgia 40 = -0,75 IP 862 = -1,30	Var ASC L 103A x Georgia 40 = -4,04 " " x IP 862 = -4,04 Tf 23A x IP 886 = -3,92 L 101A x AKPI = -3,05 L 103A x Georgia 21 = -2,81 L 103A x IP 901 = -2,54 On peut exploiter l'hétérosis
UPADHYAY, M.K. 1971	Delhi - 12 1967	20 génotypes d'origines ≠ Kenya - Uganda - Ghana - Congo Sénégal - Mali - Nigeria - Afrique du Sud - U.S.A. "Liaison entre" Précocité - nombre de talles - hauteur plantes	Var AGC HS = 67,70:::: effets additifs pour la floraison ĝi 2124 Mali = -0,62 1980 Nigeria = -0,61 548 Mali = -0,42 225 Kenya = -0,38	Var ASC HS 19,21:::: $\hat{s}ij$. 1) 322 Sénégal x 900 USA = -5,18 2) 238 Uganda x 900 USA = -4,69 3) 322 Sénégal x 1956 Nigéria = -4,28 4) 322 Sénégal x 2028 Nigéria = -2,42 5) 322 Sénégal x 2079 South Afr.=-0,54
LAL, S. SINGH, D. 1968	Kanpur (province Uttan Pradesh) 1965 - 1966	Lignées d'AF S_7 : 200 et 424 P_1, P_2, F_1, F_2 BCp_1, BCp_2	Dominance de la tardivité ($F_1 \simeq P_1$) P_1 = 56,8 jours P_2 = 43,8 jours F_1 = 54,8 jours F_2 = 55,3 jours Caractère très additif : $F_2 \simeq F_1$ Ce résultat ne concorde pas avec Burton (1951) = tardivité récessive + hétérosis NB. La précocité est le seul caractère sur 15 ne montrant pas de dépression inbred en F_2.	
LAL, S. SINGH, D. 1970	Kanpur (province Uttan Pradesh) 1963 - 1964 1964 - 1965	Lignées d'autofecondation S_7 P_1, P_2, F_1 (50 plantes) F_2 (300 plantes) BCp_1, BCp_2 (150 plantes)	Héritabilité SL = 84% Héritabilité SS = 49,6% Nombre de gènes en jeu : 1 gène.	

Ram (1975) confronte 6 lignées de mil autofécondées depuis de nombreuses générations. Le graphique des date d'épiaison moyennes de ces lignées (Figure 1) montre que 2 d'entre elles sont précoces (J 88 et J 104) ; deux sont tardives ($23D_2B_1$ et D 174) ; enfin les 2 dernières sont intermédiaires (18B et BIL-3B).

A partir des résultats obtenus sur les parents et les hybrides F_1, on peut tracer le graphique d'interprétation des résultats selon la méthode de Hayman (Figure 2). On voit ainsi que la précocité apparaît comme un caractère à dominance intermédiaire et pour l'ensemble des 6 lignées confrontées, 4 ou 5 blocs de gènes seraient en jeu dans son déterminisme. J 104 et J 88 cumulent pratiquement tous les allèles dominants et sont précoces. $23D_2B_1$ et D 174 cumulent les allèles récessifs et sont tardifs. 18 B et BIL-3B possèdent certains allèles dominants et d'autres récessifs à ces loci.

L'article de Phul et al, 1970, rapporte les résultats d'un diallèle entre 9 lignées de mil étudiées à 2 périodes caractéristiques de l'année, c'est-à-dire la contre-saison (de février à juin : essai I) et en saison normale de culture du mil pendant la mousson (de juillet à octobre = essai II). Les essais ont été mis en place à la station de Ludhiana (province Punjab). Les lignées utilisées sont : P_1 = PT-876, P_2 = Ghana 73, P_3 = C 630, P_4 = BIL-3B, P_5 = L_4, P_6 = 103B, P_7 = IP 832, P_8 : 109B, P_9 = 108B. qui diffèrent considérablement pour leur précocité. Les dates moyennes de précocité des différentes lignées sont représentées sur les graphiques des figures 3 et 4.

Si l'on s'intéresse à l'amplitude de variation de la précocité d'une condition à l'autre, on peut voir que la lignée P_2 a un écart de précocité très faible (15 jours) d'une condition à l'autre, alors que P_7 accuse un écart maximum de 39 jours. Globalement, à part P_7, P_9 et P_1 l'ordre de précocité dans les 2 conditions est à peu près le même (P_8, P_2, P_4-P_6, P_5, P_3 en I, P_8, P_2, P_6, P_4, P_5, P_3 en II), avec une tardivité moyenne supérieure en jours courts de février à juin (ralentissement de la croissance par le froid).

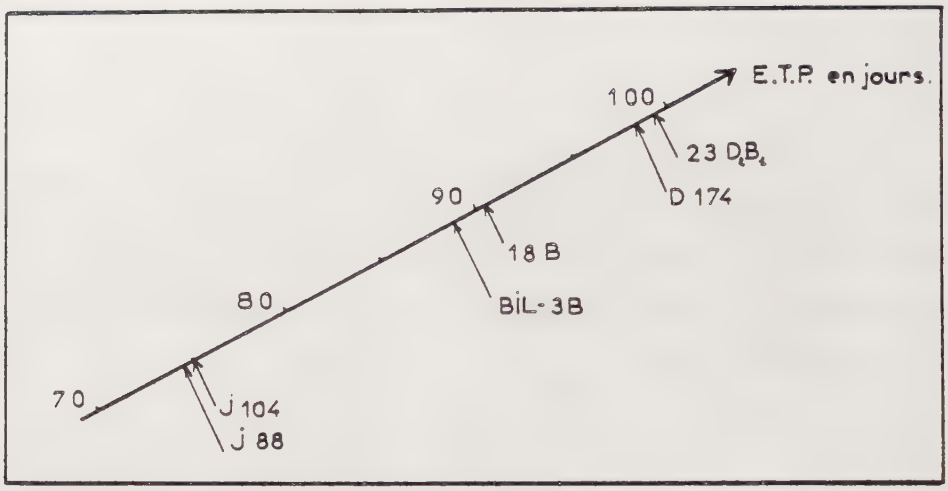


Figure 1. Dates d'épiaison moyennes de 6 génotypes de mil d'après Ram et al. (1975).

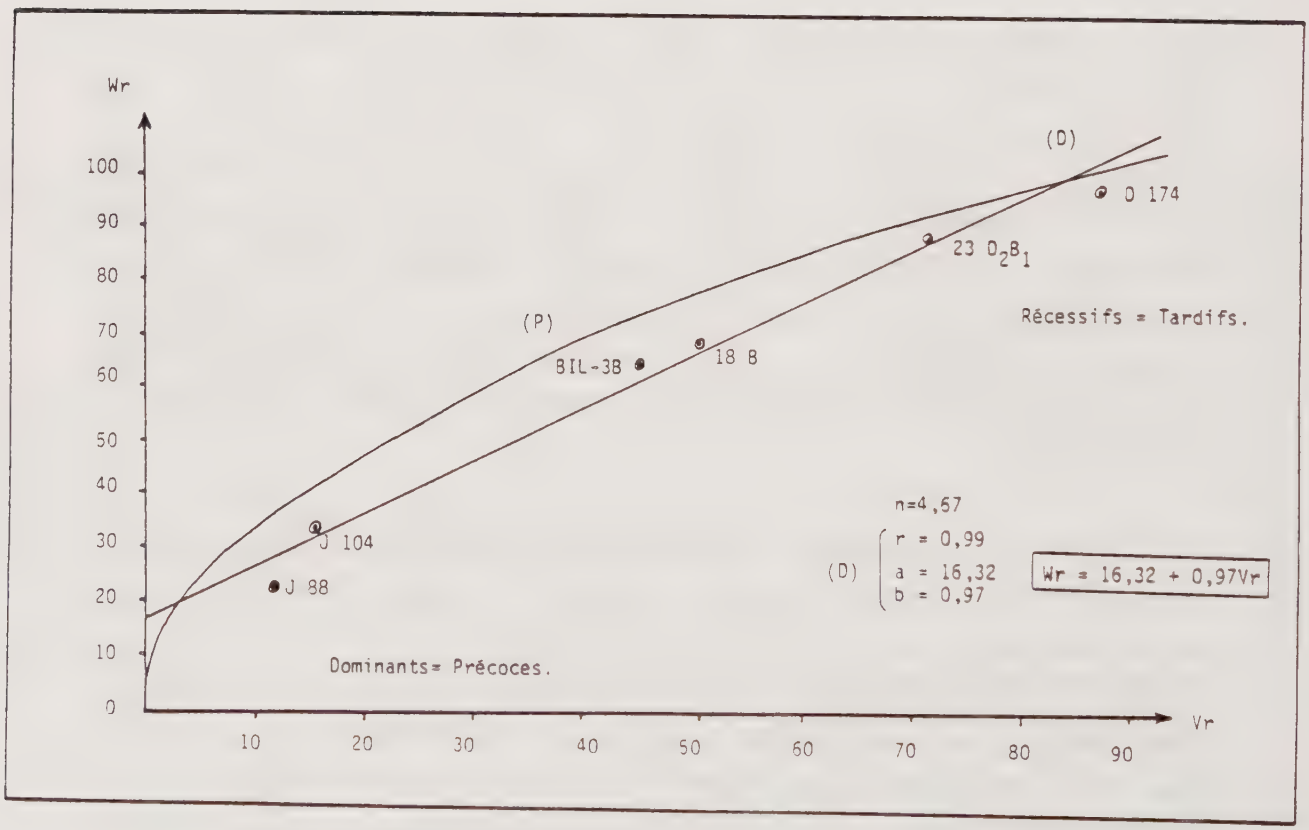


Figure 2. Graphique en coordonnées Wr/Vr réalisé à partir des données de l'article de Ram et al.(1975).

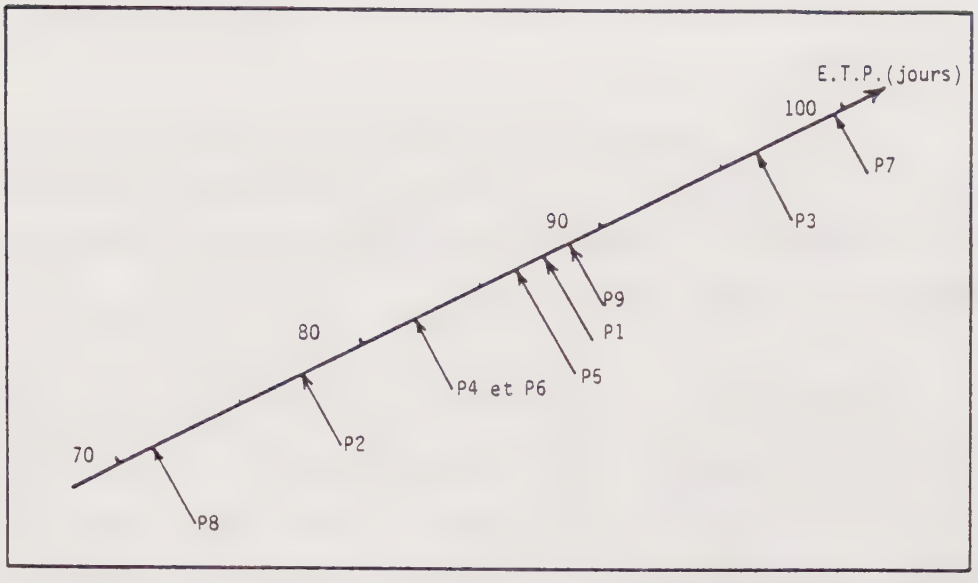


Figure 3. Dates d'épiaison moyennes des 9 lignées de mil testées de Février à Juin (condition I) d'après Phul et al. (1970).

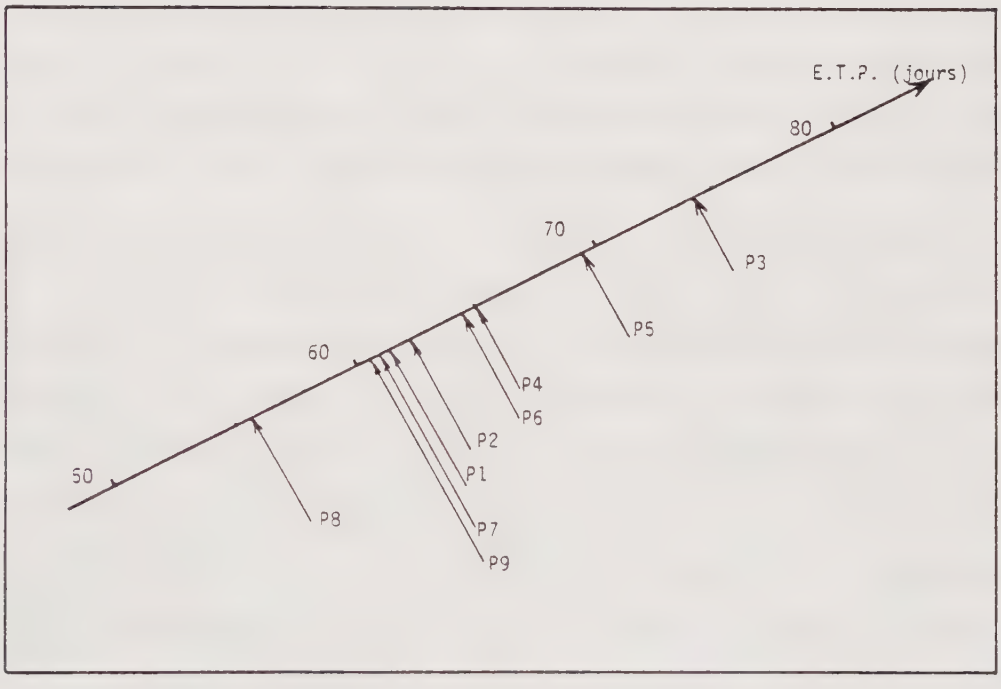


Figure 4. Dates d'épiaison moyennes des 9 lignées de mil testées de Juillet à Octobre (condition II) d'après Phul et al. (1970).

Les analyses diallèles (méthode de Hayman)(Figures 5 et 6), montrent qu'en condition I, le génotype P_8 cumule tous les allèles dominants qui lui confèrent une précocité maximale alors que P_7 cumule les allèles récessifs qui confèrent la tardivité.

En condition II, P_8 est toujours le génotype le plus précoce ayant accumulé les allèles dominants, mais P_7 est relativement précoce. Le génotype P_3 qui en condition I avait une précocité comparable à celle de P_7 est le plus tardif en condition II. Bien que sa structure génétique soit inchangée d'une expérimentation à l'autre, P_7 va mettre en évidence surtout les loci à allèles récessifs conférant la tardivité dans un cas, alors qu'il paraîtra composé d'allèles des deux types, récessifs et dominants, lui conférant une précocité moyenne dans l'autre cas. Le contrôle d'un même caractère (la précocité) est donc probablement sous la dépendance de systèmes géniques partiellement différents et le même génotype global fera apparaître des phénotypes multiples lorsque les conditions du milieu vont varier. La réalisation de tous ces phénotypes dépend peut-être de la mise en activité de systèmes géniques différents selon les cas. Le calcul du nombre de blocs de gènes impliqués dans l'hérédité de la précocité montre que 5 loci seraient impliqués. La positions de la droite de régression par rapport à l'origine montre une légère super dominance pour la précocité en condition I et une dominance presque complète dans les conditions II.

Nous avons vu que la précocité moyenne de l'essai était supérieure en condition II (jours longs). Le ralentissement en jours courts est attribué au froid des mois de février-mars et non à une réponse photopériodique qui produirait le résultat inverse. On peut donc penser que le matériel étudié ici, qui ne présente aucun blocage en jours longs, fait partie des mils précoces ne manifestant pas d'exigences photopériodiques nettes (pas de seuil marqué) situation un peu comparable à celle du groupe Souna étudié par Bilquez (cf. § suivant). Les conclusions tirées quant à l'hérédité de la précocité dans ce groupe sont d'ailleurs très comparables comme nous allons le voir.

Une remarque d'ordre biologique nous semble intéressante à faire, quant à la nature des différents caractères quantitatifs étudiés, à la

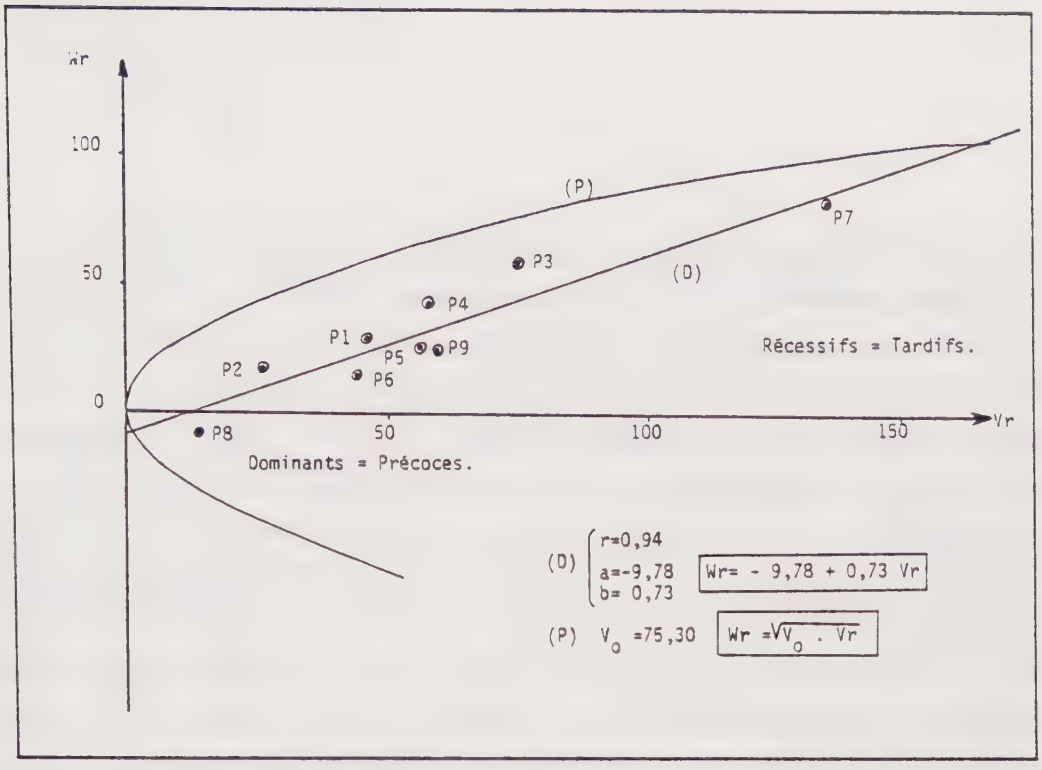


Figure 5. Graphique Wr/Vr réalisé à partir des données de Phul et al. (1970) pour la culture en condition I (Février à Juin 1964).

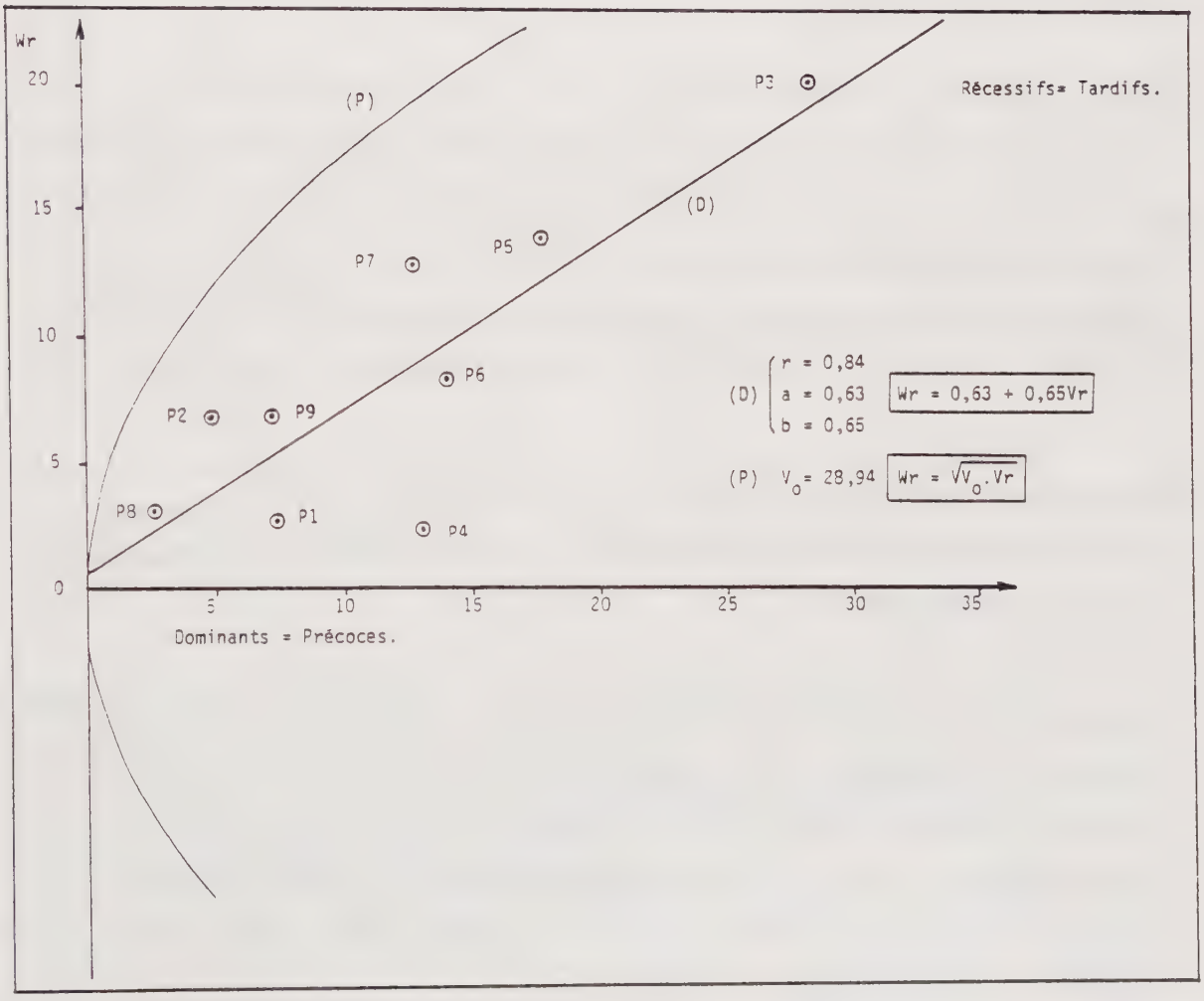


Figure 6. Graphique Wr/Vr réalisé à partir des données de Phul et al.(1970) pour la culture en condition II (Juillet à Octobre 1969).

lumière des résultats de Lal, S. et Singh, D. 1968. Il s'agit de la comparaison des effets d'hétérosis et d'inbreeding pour un certain nombre de caractères agronomiques chez le mil. Parmi 15 caractères étudiés, la précocité est le seul qui ne montre aucun effet de dépression inbred. Or, ce résultat n'est pas fortuit et montre bien la différence de nature qui existe entre la précocité d'une plante qui dépend de la chronologie du développement et tous les autres caractères comme la taille, le rendement, la longueur d'une feuille ou d'un épi, qui sont des caractéristiques morphologiques. Quand on parle d'hétérosis pour le rendement ou la taille, on imagine tout de suite un gain de poids ou de hauteur, alors que lorsque l'on parle d'hétérosis pour la précocité il faut envisager une cinétique différente des réactions dans la plante : dans le même laps de temps, on aura davantage d'organes mis en place par exemple. La notion d'hétérosis et de dépression inbred ne se définit donc pas de la même façon pour ces différents caractères.

Après ces quelques données sur la précocité considérée globalement nous allons analyser les résultats obtenus par Burton G.W. et Bilquez A.F.. Dans ce qui va suivre, nous serons amenés à plusieurs reprises à faire plus ou moins explicitement allusion aux notions de sensibilité photopériodique et de précocité intrinsèque. Cette distinction deviendra progressivement plus claire et sera définie avec précision à la page 20.

Burton (1966) signale que le "photopériodisme (limité à l'initiation florale associée aux jours courts) a été observé pour la première fois chez le mil (*Pennisetum typhoïdes* Stapf et Hubb.)à Tifton en Georgie (U.S.A.) en octobre 1936".

Mais ce n'est que beaucoup plus tard (Burton 1965) que ce phénomène a été étudié sur cette plante lorsque Burton a introduit à Tifton des mils africains du Niger et de Haute-Volta. Parmi 290 cultivars africains qui avaient été semés soit en mai soit en août en même temps que des lignées sélectionnées à Tifton, 40 sont restés végétatifs jusqu'en novembre alors que les 250 autres ont fleuri en 77 à 87 jours en même temps que les lignées locales.

Burton qualifie ces mils de plantes de jours courts (short day plants : S.D.P.) alors que ceux qui ont fleuri rapidement lorsque le semis eut lieu en mai, sont qualifiés de plantes insensibles (day neutral plants = D.N.P.). A Tifton (31° latitude N) la longueur du jour varie de 10 heures en décembre à 14h en juin. A l'opposé, lorsqu'il sème ces mêmes variétés en serre en décembre ou en janvier, toutes les plantes qu'elles soient sensibles ou insensibles fleurissent en 65-70 jours. La différence de comportement des plantes de jours courts selon qu'elles sont cultivées en jours longs ou en jours courts s'accompagne également d'importantes modifications morphologiques. Les plantes très tardives semées en mai ont des tiges hautes de 16 pieds (= 4,88m) ce qui représente plus du double de la hauteur des plantes insensibles et elles ont 2 fois plus de feuilles. Lorsque l'on sème ces mêmes plantes en décembre, en serre, elles ont une morphologie comparable à celle des plantes insensibles (3-4 pieds de haut = 90 - 120cm et 6-8 feuilles).

Des hybrides ont été réalisés par Burton entre une forme précoce insensible sélectionnée à Tifton (Tif 23A) et 11 variétés de Haute-Volta. Ces hybrides manifestent une vigueur hybride considérable et fleurissent à une date proche de la moyenne des 2 parents ou même un peu avant ce qui traduit une légère dominance de la précocité. Ces résultats ainsi que ceux observés sur des générations F_2 ont permis d'estimer à 2 ou 3 le nombre de "gènes" en jeu dans le contrôle de la précocité, leur effet étant principalement additif.

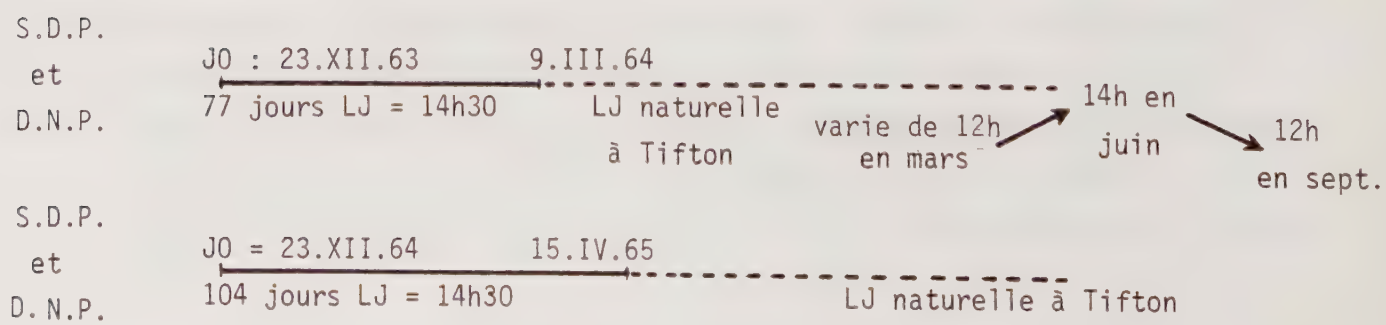
Les variétés africaines les plus tardives ne sont pas utilisables telles quelles en Georgie, car le froid empêche la formation des graines. Lorsqu'il croise ces variétés avec des formes précoces, Burton obtient en F_2 des plantes dont la floraison s'échelonne régulièrement d'août à mi-novembre. On peut ensuite fixer à partir de ce matériel des lignées de précocité très variée dont certaines ont un intérêt évident en tant que plantes fourragères (plus grand étalement de la production et floraison moins rapide avec des plantes sensibles à la longueur du jour), ce qui est la principale utilisation du mil aux U.S.A..

De l'ensemble de cette étude sur la confrontation des mils africains sensibles à la longueur du jour et des mils américains insensibles comme Tift 23A (en fait on verra et on a vu dans les essais réalisés en Inde que Tift 23A n'est pas réellement une plante insensible à la longueur du jour), il ressort que la sensibilité à la longueur du jour joue un rôle très important dans la différenciation des formes cultivées du mil et dans la structuration du pool génique. Malheureusement, l'imprécision inhérente à ce type d'expérimentation au champ où il est impossible de contrôler les séquences de longueur de jour, ne permet pas de faire la part, dans les ségrégations observées en F_2, de ce qui revient à la ségrégation pour les caractéristiques de sensibilité ou insensibilité à la longueur du jour et de ce qui est lié à une variabilité intra-groupe précoce ou tardif. Nous verrons par la suite que les travaux de Bilquez (1963-1969) ont apporté une première solution à ce problème.

Dans un autre article publié en 1966, Burton rapporte un certain nombre d'expériences conduites dans le but d'expliquer "la nature et l'hérédité du photopériodisme chez le mil de façon à faciliter son utilisation dans l'amélioration de cette espèce".

1ère expérience :

Deux années de suite, des semis de plantes de jours courts (S.D.P.) et de plantes insensibles (D.N.P.) ont été réalisés le 23 décembre en serre. (1963-1964). Pendant 77 jours et 104 jours respectivement, ces plantes reçoivent des jours longs de 14h30 ; ensuite on les soumet au jour naturel de Tifton et on note la date de floraison. Schématiquement, on peut représenter l'expérience de la façon suivante :

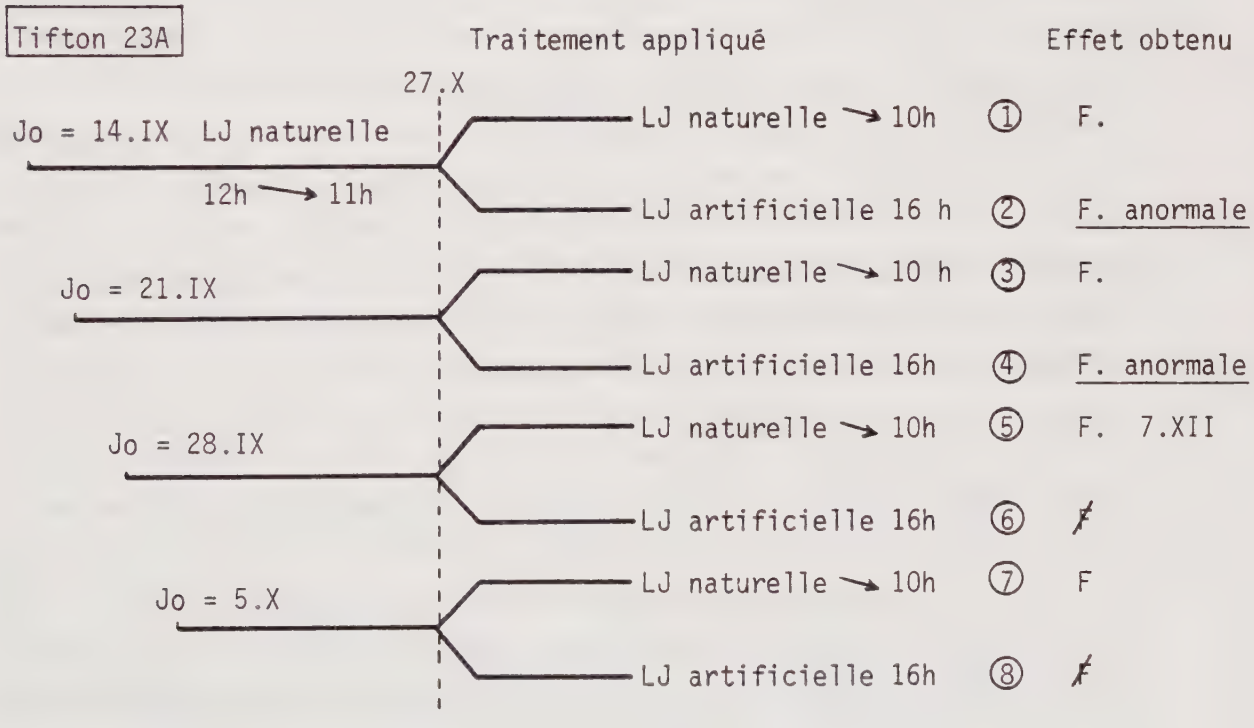


Dans ces conditions, les plantes insensibles (D.N.P.) voient leur floraison retardée de 50 à 70 jours par rapport à leur comportement normal pour un semis en mai. Par contre les plantes sensibles (S.D.P.) ne fleurissent pas avant le mois d'octobre (300 jours après le semis).

2ème expérience :

Elle porte sur le génotype Tif 23A considéré jusqu'alors comme une plante insensible à la longueur du jour en conditions normales de culture puisqu'elle fleurit en jours longs.

Des semis échelonnés de ce génotype sont réalisés en serre à partir du 14 septembre jusqu'au 5 octobre. Les plantes reçoivent du jour naturel de longueur décroissante (12h à 11h) jusqu'au 27 octobre. Deux lots distincts sont ensuite réalisés pour chaque date de semis, l'un continuant à recevoir des jours naturels décroissants et l'autre recevant des jours longs artificiels de 16h. Le schéma de l'expérience est le suivant :



Toutes les plantes qui ont poussé constamment avec des jours naturels de longueur décroissante ont fleuri normalement (traitements ①, ③, ⑤, ⑦).

Les plantes qui ont subi 5 ou 6 semaines de jours courts décroissants puis du jour long de 16h ont eu des floraisons anormales ; la nature de ces anomalies n'est pas précisée. (traitement ② et ④). Les plantes qui ont eu des jours courts décroissants pendant 3 ou 4 semaines puis des jours longs de 16h sont restées végétatives. (Traitement ⑥ et ⑧).

Burton en conclut que Tift 23A qui est classé comme étant une lignée insensible à la longueur du jour à Tifton ne serait plus insensible lorsque les jours dépassent 14h, ce qui correspond à la longueur du jour maximale pouvant avoir lieu à la latitude de cette station . Pour lui, Tift 23A est insensible si la longueur du jour est inférieure à 14h et les variétés africaines dites de jours courts seraient insensibles si la longueur du jour est inférieure à 12h.

Dans la relation de ces résultats, nous avons volontairement conservé les termes employés par l'auteur pour décrire les phénomènes observés. Il nous semble maintenant possible de dire à la lumière de ceux-ci que le terme d'"insensible"tel qu'il est utilisé ici n'est pas satisfaisant. Le phénomène mis en évidence correspond à l'aptitude à fleurir [F] ou non [f] en fonction d'un seuil variable selon les variétés et plus ou moins facile à mettre en évidence selon les régions. Ce seuil est très visible à Tifton pour les variétés africaines car les jours seront, en été, beaucoup plus longs qu'en Afrique. Par contre, pour les variétés qui ont été sélectionnées à Tifton, un seuil supérieur à 14h ne sera pas facilement mis en évidence puisque la longueur du jour naturelle ne bloquera jamais leur floraison.

Ceci dit, aussi bien pour les variétés africaines que pour les variétés américaines sélectionnées à Tifton, lorsque l'on se situe en dessous du seuil de sensibilité photopériodique, la réponse florale (délai d'épiaison) varie en fonction de la longueur du jour. Ces plantes, bien que aptes à fleurir dans ces conditions sont donc cependant sensibles à la longueur du jour. Tift 23A semé en mai fleurit en 90 jours. Un semis d'août fleurit en 70 jours et un semis d'automne fleurit en 55 à 70 jours. Un certain nombre d'autres études citées dans Ferraris, 1973 vont dans le même sens que les exemples analysés ici. Elles montrent la complexité et la diversité

de l'expression phénotypique selon les génotypes utilisés et les conditions de milieu. Il ressort en particulier que pour une même longueur de jour les résultats obtenus sont très différents selon que des alternances de température viennent se superposer ou non au facteur photopériode (Barnes et Burton, 1966).

Les travaux réalisés par Bilquez A.F. ont permis de préciser et d'éclairer les notions de sensibilité à la longueur du jour et de précocité chez le mil. Dans son article de 1963, il décrit l'étude des variétés traditionnelles de mil cultivées au Sénégal. Dans cette zone, les récoltes s'échelonnent de 80 à 160 jours après le semis. Cependant, le paysan sénégalais ne distingue que 2 types fondamentaux :

- les "souna" que l'on récolte fin septembre-début octobre pour un semis qui a lieu fin juin (cycle de 80 à 110 jours),

- les "sanio" que l'on récolte seulement à partir du début novembre pour un semis effectué dans les mêmes conditions (cycle de 120 à 160 jours).

Des expériences de semis échelonnés réalisées au Sénégal (station de Bambey) et en France (O.R.S.T.O.M. Bondy) montrent que l'on a bien à faire à deux groupes biologiques distincts :

- les sanio ne peuvent épier que si la durée journalière d'éclairement est < 12h et cette longueur de jour n'est atteinte qu'à partir du 21 septembre. (A Bambey (15° latitude N) la longueur maximale du jour est de 13h 01mn le 21 juin et la longueur minimale de 11h 14mn le 21 décembre).

- par contre, les souna peuvent épier aussi bien en jours longs qu'en jours courts.

Pour Bilquez, ce comportement ne doit pas conduire à considérer que les souna sont plus précoces que les sanio sous prétexte qu'ils épient et mûrissent avant ceux-ci dans les conditions de culture normale du mil au Sénégal (jours longs). En effet, si la croissance des plantes a lieu en

jours courts, on peut faire fleurir Sanio en même temps que Souna lorsque le semis a lieu en décembre ou janvier. On peut même faire fleurir Sanio avant Souna si le semis est effectué en octobre. On a donc mis en évidence des comportements qui correspondent soit à des plantes sensibles à la longueur du jour car elles ont un seuil photopériodique marqué, soit à des plantes qui n'ont pas de seuil photopériodique visible dans les conditions d'expérimentation. Mais à l'intérieur de chacun de ces groupes il sera nécessaire de bien définir la précocité propre de chaque variété (nous l'appellerons la précocité intrinsèque) qui ne peut se lire que dans certaines conditions de longueur de jour.

Bilquez a réalisé des croisements entre des lignées issues de Sanio et des lignées issues de Souna. Il a étudié en parallèle les parents, les F_1, les F_2 et des F_3 et F_4. En général on observe que les F_1 et F_2 sont intermédiaires entre les parents. L'étude de la F_2 montre que l'hérédité du comportement observé n'est pas incompatible avec l'action d'un gène majeur à 2 allèles. Des descendances F_3 et F_4 réalisées à partir de plantes de la F_2 ayant eu des précocités bien typées (comparables à celle des parents ou de la F_1) confirment ce résultat.

Dans son article de 1969 Bilquez reprend l'idée qu'à l'intérieur de chaque groupe Souna ou Sanio il subsiste encore une grande variabilité pour la précocité. Pour le groupe Souna par exemple on récolte entre 80 et 110 jours pour une même date de semis. Une étude du déterminisme génétique de ces différences a été entreprise en utilisant des lignées de Souna stabilisées pour différentes précocités. Des croisements F_1 ont été réalisés entre ces lignées et des générations F_2 et F_3 ont été analysées.

Un premier résultat important concerne l'évolution de la précocité d'une variété en fonction de la date de semis et l'on voit que même si l'intervalle semis-épiaison d'une variété de Souna varie selon la date de semis, l'ordre de précocité reste le même quelle que soit cette date de semis, et c'est l'hérédité de ce caractère que Bilquez a étudiée.

A l'issue de cette étude, nous pouvons retenir que selon les couples de Souna confrontés, le nombre de gènes impliqués varie (1 à 4 gènes). L'estimation de ce nombre de gènes a été faite avec la même formule que celle utilisée par Burton (1951) et utilisant les moyennes des parents, F_1 et F_2 (Formule de Wright). La précocité à l'intérieur du groupe Souna apparaît comme étant un caractère nettement dominant dans tous les croisements. Les générations F_1 étudiées ont une précocité très proche de celle du parent le plus précoce. Les relations de dominance observées diffèrent donc de ce que l'on avait trouvé lors de la confrontation Souna/Sanio où seules des relations d'additivité existaient (comme lorsque Burton croisait des mils africains tardifs avec des mils de Tifton précoces).

Les gènes mis en évidence par l'analyse des différences de comportement entre les Sanio et les Souna sont essentiellement des gènes de contrôle des réactions photopériodiques. Ceux mis en évidence par l'analyse des croisements réalisés à l'intérieur du groupe Souna n'ont pas apparemment le même contrôle sur le comportement photopériodique. Ils modulent la réponse du végétal en fonction de la longueur du jour sans pour autant qu'il y ait de seuil absolu comme pour Sanio.

Bien que les Souna puissent fleurir quelle que soit la longueur du jour, ce ne sont pas des plantes indifférentes à la longueur du jour mais des plantes nyctipériodiques préférantes, c'est-à-dire des plantes dont la mise à fleur est hâtée lorsque la durée quotidienne d'éclairement est courte mais dont la floraison peut quand même se produire, beaucoup plus tard, si on les cultive en jours longs. Et Bilquez conclut en disant que vraisemblablement les gènes responsables des variations de précocité que l'on peut observer à l'intérieur du groupe Souna sont distincts de ceux mis en évidence précédemment dans l'analyse des Souna et Sanio.

Pour résumer l'ensemble des résultats présentés par Burton et Bilquez nous dirons que les variétés tardives (type Sanio) correspondent à des plantes de jours courts obligatoires. (obligate short day plants = S.D.P.) c'est-à-dire "à des plantes qui nécessitent l'exposition à un certain nombre minimum de cycles photoinductifs (consécutifs pour une efficacité

maximale) au cours desquels une période sombre ininterrompue égale ou excède une durée critique de longueur de nuit appelée seuil, pour que la floraison soit normale". (T.C. Moore 1979).

Les variétés précoces peuvent être de deux catégories :

- les plus fréquentes (type Drôo, Massue ou Souna) correspondent à des plantes de jours courts préférantes. Elles sont capables de fleurir en jours longs, mais leur floraison sera d'autant plus rapide que les jours seront plus courts.

- d'autres, beaucoup plus rares, sont quasiment insensibles à la longueur du jour (day neutral plants : D.N.P.) et leur délai de floraison reste presque le même qu'on les cultive en jours longs ou en jours courts. Leur floraison est soumise à une sorte d'horloge interne indépendante des facteurs photopériodiques environnementaux alors que les autres variétés étaient soumises à une horloge astronomique. Cette régularité du développement persiste tant que les autres facteurs environnementaux, en particulier l'intensité lumineuse et la température, restent inchangés.

Nous voyons donc qu'il est relativement aisé de parler de la précocité d'une plante insensible à la longueur du jour car celle-ci est une caractéristique propre (intrinsèque) à la plante dans des conditions de température et intensité lumineuse stables. Par contre, pour une plante sensible à la longueur du jour (avec ou sans seuil), la précocité dépendra non seulement des conditions de température et intensité lumineuse, mais encore de la séquence d'événements photopériodiques qui interviendront dans le déclenchement de la floraison.

A la lumière de ces études, le mil paraît bien être un bon matériel pour aborder l'étude d'un point d'articulation dans le développement d'une plante : l'induction photopériodique de la floraison, avec pour objectif de remonter jusqu'au(x) point(s) cible(s) de l'information héréditaire qui contrôle(nt) ce comportement. Les difficultés omniprésentes rencontrées par ceux qui ont abordé ce problème avant nous, pour établir une relation nette entre génotype et phénotype nous ont fortement incités à définir avec la

plus grande précision d'une part la nature génétique du matériel utilisé d'autre part les conditions expérimentales dans lesquelles nous avons travaillé.

Nous allons d'abord montrer comment une étude précise du matériel utilisé permet de voir quelles sont les différentes réactions possibles de ce matériel dans de nombreuses conditions expérimentales obtenues en faisant varier tous les paramètres à notre disposition. Ensuite, une analyse du déterminisme génétique du contrôle de l'induction photopériodique nous permettra d'envisager une phase de préparation du matériel (obtention de lignées isogéniques), qui, bien que nécessitant un temps assez long, nous a paru indispensable pour obtenir une lecture claire des résultats. Enfin, grâce aux installations du Phytotron de Gif-sur-Yvette qui ont l'avantage de permettre de contrôler de façon très précise les conditions expérimentales et de les faire varier à la demande de l'expérimentation (et non sous l'influence d'une évolution saisonnière incontrôlable), nous avons pu mener à bien une étude des lignées isogéniques comparées avec les deux parents de départ que nous avons retenus ($23D_2B_1$ sensible à la longueur du jour et Ligui insensible), afin de déterminer l'impact du transfert d'un système génique donné (insensibilité de Ligui) dans un contexte génétique nouveau (celui du parent $23D_2B_1$).

B - ANALYSE DU COMPORTEMENT FLORAL D'UN CERTAIN NOMBRE DE GENOTYPES ETUDIES DANS LES SUPERSERRES ET AU PHYTOTRON

I - MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les plantes ont été cultivées soit dans les superserres, soit dans les chambres sombres du Phytotron de Gif-sur-Yvette.

a) les conditions de culture

- dans les chambres sombres du Phytotron, on contrôle la température, l'hygrométrie, la longueur du jour et l'éclairement (tubes fluorescents plus un appoint de lumière rouge fourni par des ampoules à incandescence). Pour la température (cf. schéma de la fig. 7) on a une alternance 32°-27°C qui est synchronisée sur la longueur de jour 9h. Cette condition est constante pour toute la salle quelle que soit la longueur du jour adoptée ce qui conduit à avoir des périodes de jour à 32°C et d'autres à 27°C pour les photopériodes 12h-16h-24h. L'humidité relative est constante et égale à 80%. Le dispositif d'éclairage fournit un flux énergétique de 45 à 54 $J.m^{-2}.s^{-1}$ (≃ 10.000 à 12.000 lux) selon l'âge des tubes fluorescents et la distance des plantes au plafond lumineux. Cela correspond à l'éclairage standard de toutes les salles sombres du Phytotron de Gif-sur-Yvette. Ces conditions sont stables et permettent une bonne répétabilité des expériences sauf en cas de panne fortuite qui est toujours très perturbante pour une expérience sur le photopériodisme.

- en superserre où l'on contrôle la température, l'hygrométrie et la longueur du jour. La température est de 28°C le jour et 20°C la nuit,

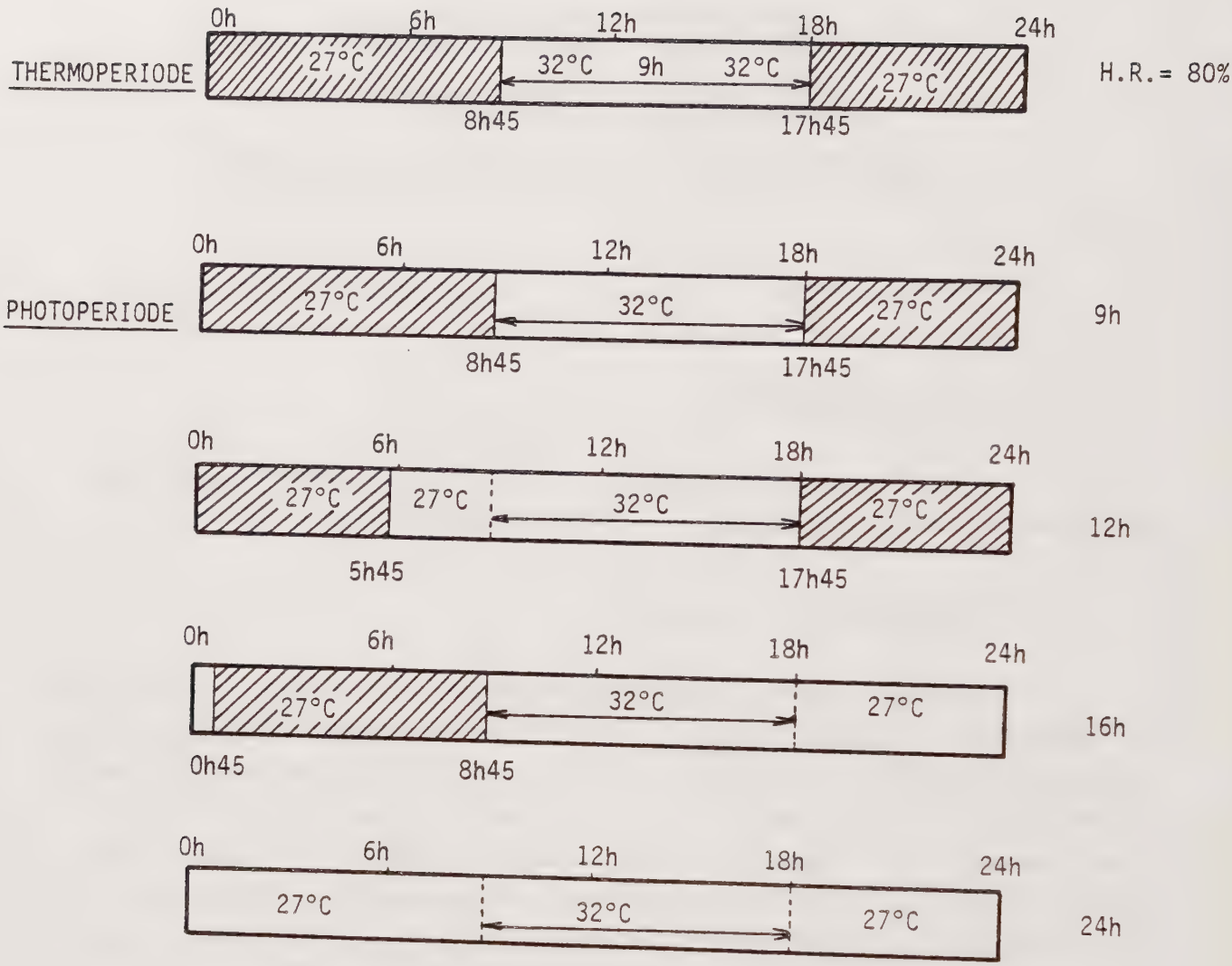


Figure 7. Photopériode et Thermopériode dans la salle 12 du Phytotron.

La thermopériode est de 9h pour tous les compartiments de cette salle; la température est de 32°C de 8h45 à 17h45, puis de 27°C de 17h45 à 8h45. Seule la photopériode 9h est synchrone avec la thermopériode. Pour les autres conditions, on a des périodes de jour à 27°C et d'autres à 32°C.

l'humidité relative est de 60%, les longueurs de jour utilisées sont : 16h - 12h30 - 11h30. Un éclairage d'appoint est possible en périodes d'ensoleillement trop faible mais ce facteur reste le plus limitant pour une bonne réussite des cultures. En superserre, thermopériode et photopériode sont synchrones. Les plantes sont cultivées en pots individuels sur milieu artificiel. Les semis sont effectués en vermiculite puis les plantes repiquées dans un mélange de tourbe et de perlite (1/2, 1/2) et arrosées avec une solution minérale complète (J.P. Nitsch) en alternance avec de l'eau désionisée ou de l'eau de la ville.

Sur le plan phytosanitaire, l'état des plantes était toujours bon et seules des attaques d'acariens en fin de cycle ont parfois un peu perturbé nos expériences. Des traitements préventifs réguliers (hebdomadaires) avec des acaricides divers (une rotation des produits est conseillée) se sont révélés efficaces.

A partir d'un certain nombre de lignées relativement stables et bien typées, nous avons obtenu des hybrides et nous avons étudié leur comportement en superserres et au Phytotron avec des longueurs de jour variées et des conditions saisonnières d'éclairement très diverses (l'éclairement naturel varie considérablement d'un bout à l'autre de l'année en superserre).

b) Réalisation des croisements

Une bonne maîtrise des techniques d'hybridation chez le mil était nécessaire pour réaliser l'étude génétique que nous nous proposions de faire.

La chandelle de mil est un faux-épi qui présente un gradient de floraison orienté de haut en bas chez la plupart des variétés. Les stigmates commencent à apparaître vers le haut de la chandelle (le mil est protogyne), puis de proche en proche, jusqu'en bas de celle-ci en 2 ou 3 jours selon la longueur. La sortie des étamines a lieu en général 2 à 3 jours après celle des stigmates selon un gradient analogue.

Le décalage entre la floraison mâle et la floraison femelle permet de réaliser simplement les croisements sans qu'une castration soit nécessaire, bien que stigmates et étamines se trouvent regroupés sur une même inflorescence :

- juste au moment de l'épiaison, lorsque la chandelle sort de la gaine de la dernière feuille (drapeau), on ensache l'inflorescence, avant que les stigmates n'aient commencé à sortir de façon à leur éviter toute contamination par du pollen étranger,

- pour réaliser un croisement, il suffit d'apporter le pollen du parent mâle quand les stigmates sont bien épanouis, mais avant la sortie des premières étamines. La fécondation a lieu et quelques heures après les stigmates flétris ne sont plus réceptifs pour l'autopollen.

- pour réaliser une autofécondation, il suffit de laisser la plante s'autopolliniser sous ensachage ; il n'y a alors aucune barrière génétique à cette autopollinisation. Seule la protogynie et les compétitions polliniques assurent l'allogamie du mil en conditions naturelles.

Dans l'un et l'autre cas (croisement ou autofécondation), on obtient facilement plusieurs centaines de graines que l'on peut récolter environ 1 mois après la pollinisation.

Dans les techniques de croisement, il faut remarquer qu'il n'y a pas équivalence de précision entre la réalisation d'un back-cross ou d'une autofécondation pour obtenir une F_2 par exemple. Bien qu'en sélection le back-cross soit souvent préféré à l'autofécondation (plus grande rapidité du retour au type parental - lecture plus simple des ségrégations), on remarquera que dans le cas d'une autofécondation on est sûr que tout le pollen sera de l'autopollen si l'ensachage est bien fait, alors que pour un back-cross, plusieurs causes peuvent introduire des biais dans les résultats attendus. Si l'on n'apporte pas assez d'allopollen, certains stigmates risquent de ne pas être fécondés et l'autopollen pourra donner un certain pourcentage d'autofécondations parasites. Il existe aussi des différences de compétitivité entre auto et allopollen selon la nature du génotype ♀

et du génotype ♂ en présence (Sarr A., en préparation). Certains génotypes comme Ligui favorisent l'autopollen marquant ainsi une nette tendance à l'autogamie de ce génotype. Par contre la plupart des autres génotypes favorisent l'allopollen mais à des degrés divers selon le génotype du parent mâle.

Au cours des processus de sélection utilisés, on peut donc toujours suspecter un sachet de graines BCi d'être un mélange en majorité de graines BCi, plus quelques graines d'autofécondation du parent récurrent si celui-ci est utilisé comme parent ♀. Malheureusement, aucun des marqueurs électrophorétiques utilisés au cours de ce travail (cf. chapitre C) ne nous permettait de discriminer les deux types de graines puisque l'on retrouve toujours parmi les vrais individus BCi une certaine proportion de génotypes recombinants dont le phénotype est identique, du moins pour ces marqueurs, à celui des autofécondations du parent récurrent. (1/2 des plantes BCi identiques à $23D_2B_1$ pour les estérases ; 1/4 sont identiques pour les péroxydases). Malgré les imperfections inhérentes à chaque méthode de croisement utilisée (BC ou F_2) nous avons tenu à les utiliser en parallèle dans nos analyses mendéliennes de l'hérédité de divers caractères car les résultats qu'elles fournissent sont très complémentaires.

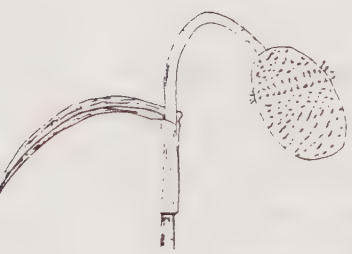
c) Le matériel végétal

Tift. $23D_2B_1$: c'est l'une des plantes les plus utilisées au laboratoire. Elle possède le gène de nanisme d_2 qui confère aux individus homozygotes d_2d_2 un raccourcissement des entre-noeuds médians sans affecter la longueur du pédoncule de la chandelle. Cette plante a été sélectionnée à Tifton en Georgie (U.S.A.) par Burton G.W. à partir de mils africains pour obtenir des variétés fourragères. Elle a des feuilles larges et un port compact. Cette plante faisait partie des géniteurs nains du programme d'amélioration des mils au Sénégal, mais elle possède une forte sensibilité au mildiou (*Sclerospora graminicola*). Cette sensibilité limite son utilisation dans les programmes de sélection de variétés destinées aux zones africaines de culture du mil où le *Sclerospora* est omniprésent. Par contre, comme plante de laboratoire, elle constitue un matériel idéal : taille réduite, bonne stabilité et très grande répétabilité des réactions. Tous

les mils apparentés à $23D_2B_1$ et que l'on trouve actuellement sur le continent américain dériveraient de mils de Haute-Volta introduits par les esclaves au XVIIème et XVIIIème siècles, embarqués pour l'Amérique à Accra, l'actuelle capitale du Ghâna. Ces mils seraient des mils de fête auxquels ces africains étaient très attachés et qu'ils auraient continué à cultiver en Amérique.

Ligui : C'est une lignée à petites chandelles. C'est avec $23D_2B_1$ notre 2ème lignée de base pour l'étude des phénomènes de floraison. Cette plante possède une très grande insensibilité à la longueur du jour pour sa floraison. C'est une lignée très petite, encore plus naine que la précédente mais qui ne doit pas son nanisme au gène d_2 mais à un système polygénique mal connu qui réduit le nombre des entre-noeuds tout en leur conservant une longueur normale. La tige est fine et la structure aérée. Cette lignée dérive d'un cultivar originaire des bords du lac Tchad et elle a été sélectionnée à la station de Bambey (Sénégal) par Bilquez A.F..

Massue : C'est une lignée très typique, également très utilisée dans notre laboratoire. La chandelle de Massue est ovoïde à sphérique, souvent associée à un pédoncule en crosse (caractère monofactoriel). Le gradient de sortie des stigmates et des étamines est inversé (de la base à l'extrémité de la chandelle). Contrairement aux autres cultivars, l'exersion de la chandelle de Massue se fait latéralement à partir de la gaine du drapeau. La plantule est de couleur vert-pâle et les graines à maturité sont marron foncé alors qu'elles sont de couleur jaune chez $23D_2B_1$ et gris-bleu chez Ligui. Les feuilles sont larges et la tige épaisse. C'est la seule lignée de notre collection à posséder l'allèle S au locus alcool déshydrogénase ADH_1, toutes les autres lignées possédant l'allèle F à ce locus.



L'origine de Massue est mal connue. On présume que cette variété proviendrait des oasis mauritaniens, mais ceci reste à vérifier car aucune prospection systématique n'a eu lieu dans ce pays. Des informations d'une autre source indiquent que des formes "massuoïdes" existaient encore dans le sud de l'Espagne il y a quelques années ce qui correspond également aux informations données par Brunken (1977).

Sanio : C'est une lignée stabilisée à partir d'une population traditionnelle de mils sénégalais fleurissant uniquement en jours courts. Elle provient de Casamance (Sud-ouest du Sénégal) et se caractérise, en conditions normales de culture, par des plantes de grande taille (3-4m) et des chandelles relativement longues (50cm).

d) caractères étudiés sur les plantes et méthodes de calcul

Du fait que l'un des objectifs de notre étude était une analyse de la précocité lue comme étant la résultante du fonctionnement de différents systèmes géniques liés au comportement floral, il nous a paru important de ne pas isoler ce caractère de tous les autres aspects de la morphogenèse et du développement de la plante. Pour ce faire, dans toutes les expérimentations réalisées, nous avons mesuré en plus de la précocité toute une série de caractères variés et complémentaires qui constituent un descripteur bien adapté à l'étude de notre problème. Au cours des diverses expériences, ce descripteur s'est peu à peu précisé et affiné et nous avons toujours eu pour objectif de garder des caractères qui rendaient le mieux compte des impressions visuelles enregistrées au cours de l'expérimentation tout en évitant le plus possible les redondances. Le choix de ces caractères n'a pas été fait à priori ; dans les premières expériences réalisées, nous avons noté le maximum de caractéristiques mesurables même si elles ne semblaient avoir que peu ou pas de rapport avec le problème étudié. Par la suite, grâce aux résultats des analyses multivariées, dont nous parlerons plus loin, nous avons retenu les caractères qui étaient les plus discriminants dans les diverses situations étudiées. C'est ainsi que nous avons pu définir un descripteur comportant une vingtaine de caractères seulement alors qu'au départ nous en mesurions 70 à 80 mais avec de nombreuses redondances.

Parmi les caractères retenus, un certain nombre sont mesurés sur les plantes à l'âge d'un mois ; il s'agit de :

H_1M = hauteur de la plante à 1 mois.

LOD_1 = longueur du limbe de la dernière feuille étalée à 1 mois.

LAD_1 = largeur du limbe de la dernière feuille étalée à 1 mois.

NFJ = nombre de feuilles visibles à 1 mois

Les autres caractères sont mesurés soit en cours de culture, soit à maturité au moment de la récolte ; il s'agit de :

ETP = épiaison de la talle principale exprimée comme étant le nombre de jours écoulés entre le semis et l'apparition de la chandelle hors de la gaine du drapeau. Ce critère a été retenu car il est repérable de façon très précise dans le temps.

LOD = longueur de la dernière feuille (drapeau)

LAD = largeur de la dernière feuille

LGD = longueur de la gaine du drapeau

HAM = hauteur totale de la plante à maturité

LEM = longueur de l'entre-noeud moyen sur la talle principale

DT = diamètre de la tige mesuré sur la talle principale

LOC = longueur de la chandelle de la talle principale

LAC = largeur de la chandelle de la talle principale

LOP = longueur du pédoncule de la chandelle mesurée depuis le dernier entre-noeud jusqu'à la base de la chandelle au point d'insertion des premiers épillets (talle principale)

LAP = largeur du pédoncule de la chandelle mesurée vers le milieu de ce pédoncule

FLO = note de floraison (0 = végétatif ; 1 = chandelle invisible mais différentiée ; 2 = chandelle visible 100% stérile ; 3 = chandelle visible un peu fertile ; 4 = floraison normale avec chandelle fertile).

Quand les plantes ont poussé en Super serre où les conditions de pollinisation et de maturation des graines sont bonnes, nous avons pu faire quelques estimations des aptitudes au rendement des différents génotypes d'après les mesures des caractères suivants :

NTU = nombre de talles utiles c'est-à-dire dont la maturité est groupée dans le temps et qui sont récoltables en même temps.

PC = poids des chandelles récoltées sur les talles utiles.

PG = poids de grains obtenus après battage.

Dans les toutes premières expériences réalisées, nous avons fait des notations précises du tallage des plantes pour bien préciser la cinétique d'élaboration de la touffe. Mais ces mesures sont très longues à faire et nous n'avons pas pu les retenir systématiquement par la suite.

Pour exploiter les données collectées, nous disposions des nombreuses méthodes d'analyses multivariées qui sont maintenant rendues facilement accessibles par les ordinateurs capables d'effectuer rapidement des calculs très longs. En plus des analyses paramétriques classiques comme les analyses de variance et les comparaisons multiples de moyennes (test de Bartlett), nous avons surtout utilisé la méthode d'analyse en composantes principales. Il s'agit d'une technique de réduction des données à partir des matrices de corrélation, permettant une meilleure représentation (sous forme graphique) d'un ensemble de n individus sur lesquels p variables numériques continues ont été observées. Elle permet d'avoir une idée de la structure des données, ainsi que des similitudes entre individus ; deux individus seront d'autant plus semblables que, dans l'ensemble, leurs p coordonnées seront plus proches. L'analyse en composantes principales nous permet ainsi de mieux apprécier les relations entre les différents caractères et les différents individus. Chaque composante principale est déterminée par un ensemble de p valeurs propres λ_i ($i = 1$ à p) déterminant les différents axes factoriels. Ces axes sont des combinaisons linéaires des variables les plus importantes dans la définition de l'axe. Avec les coordonnées des points-individus sur les axes (qui sont des variables normales centrées), on peut réaliser tous les tests

classiques de la statistique unidimentionnelle (analyses de variances, comparaisons de moyennes, analyses diallèles, etc...). L'enchaînement des différents programmes nécessaires pour réaliser les analyses mentionnées précédemment a été réalisé par Mme N'Guyen Van du laboratoire G.P.D.P. - C.N.R.S. (Gif-sur-Yvette - France).

En aval des analyses multivariées, nous avons utilisé un certain nombre de techniques d'analyse des diallèles mises au point par Hayman (1954) et Griffing (1956). Ces méthodes ont été utilisées pour analyser soit des caractères élémentaires directement mesurés sur les plantes, soit pour analyser des variables synthétiques (coordonnées des points-individus obtenues sur les différents axes factoriels après analyse en composantes principales). L'analyse des variables synthétiques a l'avantage de nous permettre de visualiser facilement l'intégration du développement des génotypes étudiés dans différentes conditions de milieu (cf. paragraphe C, I, a et b). Nous n'avons pas pour autant négligé l'étude des caractères individuels qui pouvaient nous fournir également de précieux renseignements. En effet, les analyses diallèles (méthode de Hayman) portant sur des caractères autres que la précocité (E.T.P.) nous fournissaient un moyen intéressant pour apprécier le degré de liaison existant entre le système génique codant pour ces caractères et les systèmes géniques contrôlant la floraison :

- si pour un caractère donné le génotype $23D_2B_1$ et les autres lignées précoces insensibles sont très regroupés sur la droite de régression (Wr/Vr), nous pouvons dire que le système génique codant pour ce caractère n'est pas lié aux gènes qui contrôlent la floraison chez $23D_2B_1$ puisque l'on sait à priori que ces systèmes géniques sont différents chez $23D_2B_1$ et les lignées testées.

- Par contre, si pour un autre caractère $23D_2B_1$ est nettement séparé des autres génotypes sur la droite de régression (Wr/Vr), nous pourrons dire qu'il existe une relation entre le système génique codant pour ce caractère et les systèmes géniques qui contrôlent la précocité et la sensibilité photopériodique.

La justification du raisonnement précédent deviendra plus claire lorsque nous aurons présenté la démarche utilisée qui fait appel à l'emploi de lignées isogéniques (cf. paragraphe C, I).

II - DIVERSES EXPRESSIONS DE LA SENSIBILITÉ PHOTOPÉRIODIQUE DU MIL DANS NOS CONDITIONS DE CULTURE.

a) Etude du délai de floraison en conditions d'éclairement et de longueur de jour naturels (superserres) d'une série de parents (lignées) et d'hybrides F_1.

Nous avons vu grâce aux expériences de semis échelonnés de Burton et de Bilquez que le comportement d'un génotype variait beaucoup selon la date du semis. Les données de ce type sont cependant assez fragmentaires et nous avons voulu compléter ces résultats en réalisant dans nos conditions de superserre des semis échelonnés (15 jours entre chaque semis) pendant une année entière afin d'étudier l'impact de la combinaison des facteurs longueur du jour et intensité lumineuse sur différents génotypes suivant les saisons. Nous pourrons ainsi mieux établir la correspondance entre Génotype et Phénotype puisque ce sont toujours les mêmes génotypes qui sont en cause, mais leurs réactions varieront selon les conditions du milieu.

Les génotypes utilisés sont les suivants :

Massue, Ligui, $23D_2B_1$ comme lignées de base,

F_1 (♀ Massue x $23D_2B_1$), F_1 (♀ Massue x Ligui) et F_1 (♀ $23D_2B_1$ x Ligui).

Sanio a également été testé dans les mêmes conditions afin de visualiser le comportement d'une plante de jours courts obligatoire dont le seuil est aux environs de 12h au Sénégal.

Seules la température et l'hygrométrie étaient contrôlées dans la superserre où nous avons fait cette expérience. (t°C = 28°C le jour - 24°C la nuit. humidité relative 80%).

Les semis ont commencé le 18/5/76 et se sont achevés le 19/5/77. Pour chaque date de semis, nous avons noté le délai d'épiaison de chaque génotype et l'aspect de l'inflorescence. A la latitude de Gif-sur-Yvette (cf. graphique fig. 8), l'amplitude de variation des longueurs de jour est de 8 heures environ. La longueur du jour maximale est de 16h 05mn ; la longueur du jour minimale est de 8h 13mn. Entre ces extrêmes rencontrés au moment du solstice d'été et du solstice d'hiver, nous trouvons des phases de jours longs décroissants à forte intensité lumineuse en été, puis de jours courts décroissants à faible intensité lumineuse en automne ; de jours courts croissants à faible intensité lumineuse en hiver et enfin de jours longs croissants à forte intensité lumineuse au printemps.

Les figures 9, 10 et 11 schématisent les résultats obtenus et donnent en correspondance au-dessus des courbes la durée du jour au moment du semis. Les valeurs des délais d'épiaison obtenues sont portées dans les tableaux 2 (données brutes) et 3 (valeurs transformées par affinité en considérant la durée du cycle de Ligui comme étant égale au rapport d'affinité). Ligui présente, en effet, une très grande régularité de ses délais d'épiaison lorsque les conditions de milieu sont stables,(cf. figure 15) et on l'a pris comme unité. Seul un allongement progressif de son cycle apparaît lorsque les conditions d'éclairement deviennent très faibles (période d'hiver). On note même dans le cas du semis du 30/11 une absence de floraison. Les plantes sont extrêmement étiolées et elles meurent avant de fleurir. Cette période de fin novembre est la plus défavorable pour la culture du mil dans nos serres. Une autre représentation intéressante de ces mêmes résultats (figure 13 a, b, c, d, e, f) a été obtenue en utilisant en abscisse la longueur du jour 30 jours avant l'épiaison et en ordonnée la valeur transformée de la précocité. Cette nouvelle valeur prise pour l'abscisse correspond très approximativement à la longueur du jour, non plus au moment du semis, mais au moment présumé de la fin de l'induction florale. (cf. chapitre consacré aux différentes phases du développement chez le mil). Le choix d'une valeur standard de 30 jours avant l'épiaison ne tient pas compte de la variabilité de la durée de l'induction en fonction de la longueur du jour, ni de la variabilité de la durée de la réalisation de la morphogenèse florale en fonction de la longueur du jour. Il nous a cependant paru intéressant de conserver cette représentation dans laquelle le

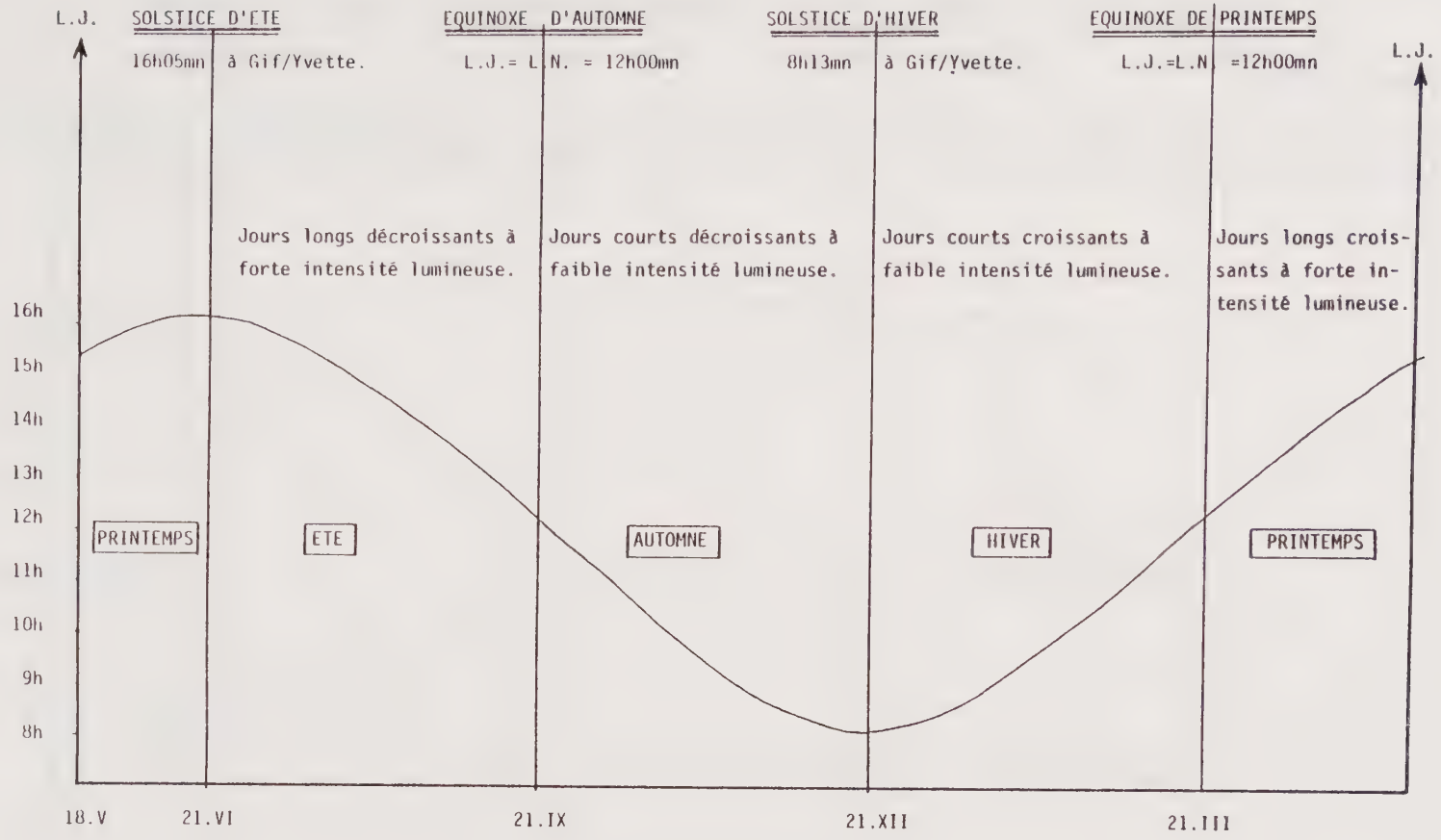


Figure 8. Graphique de l'évolution de la longueur du jour et de l'intensité lumineuse en fonction des saisons à Gif/Yvette (49° de latitude nord).

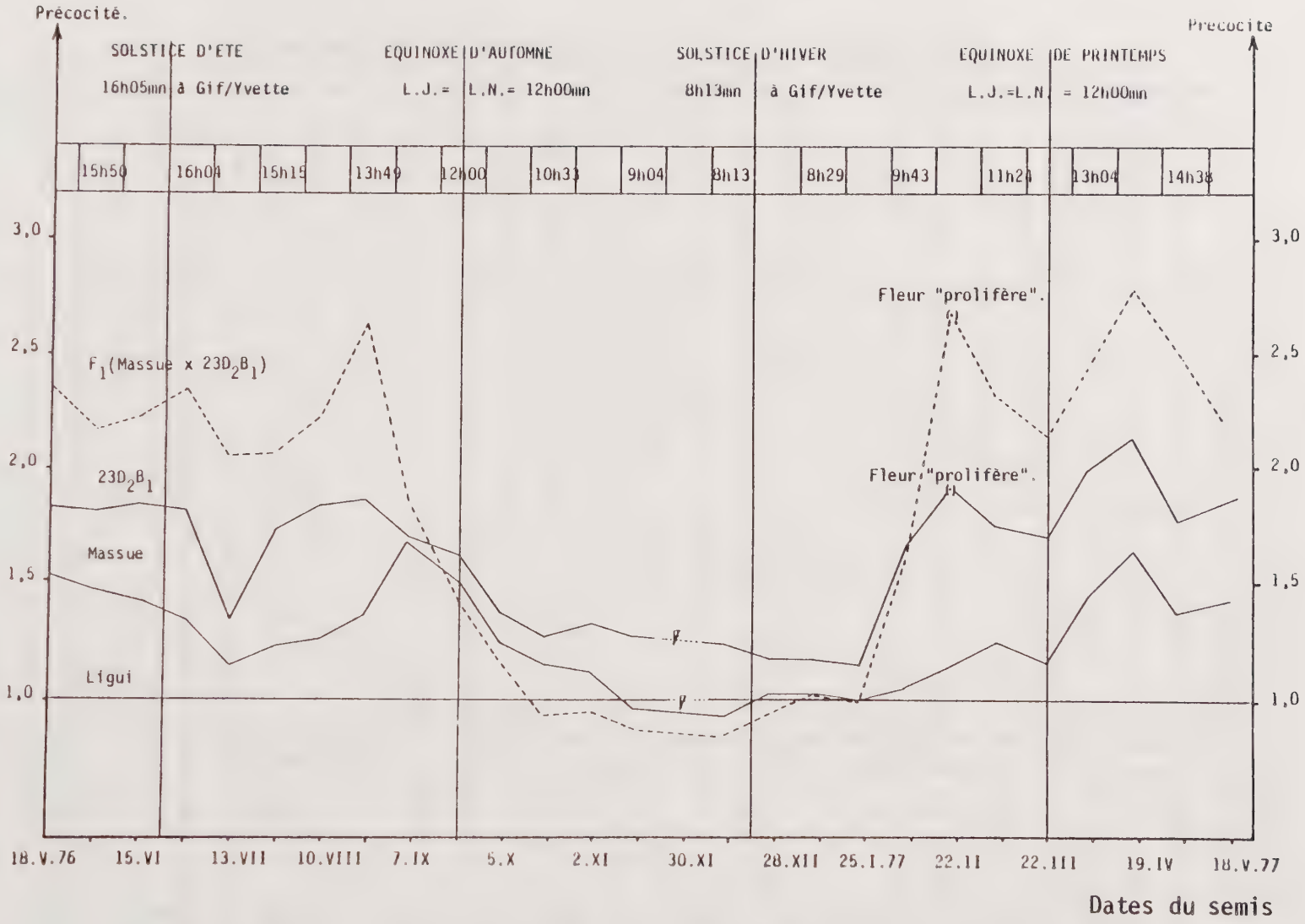


Figure 9 : Délai d'épiaison des génotypes $23D_2B_1$, Massue et de leur hybride F_1 pour des semis échelonnés sur une année à Gif-sur-Yvette (intensité lumineuse et longueur de jour naturelles).

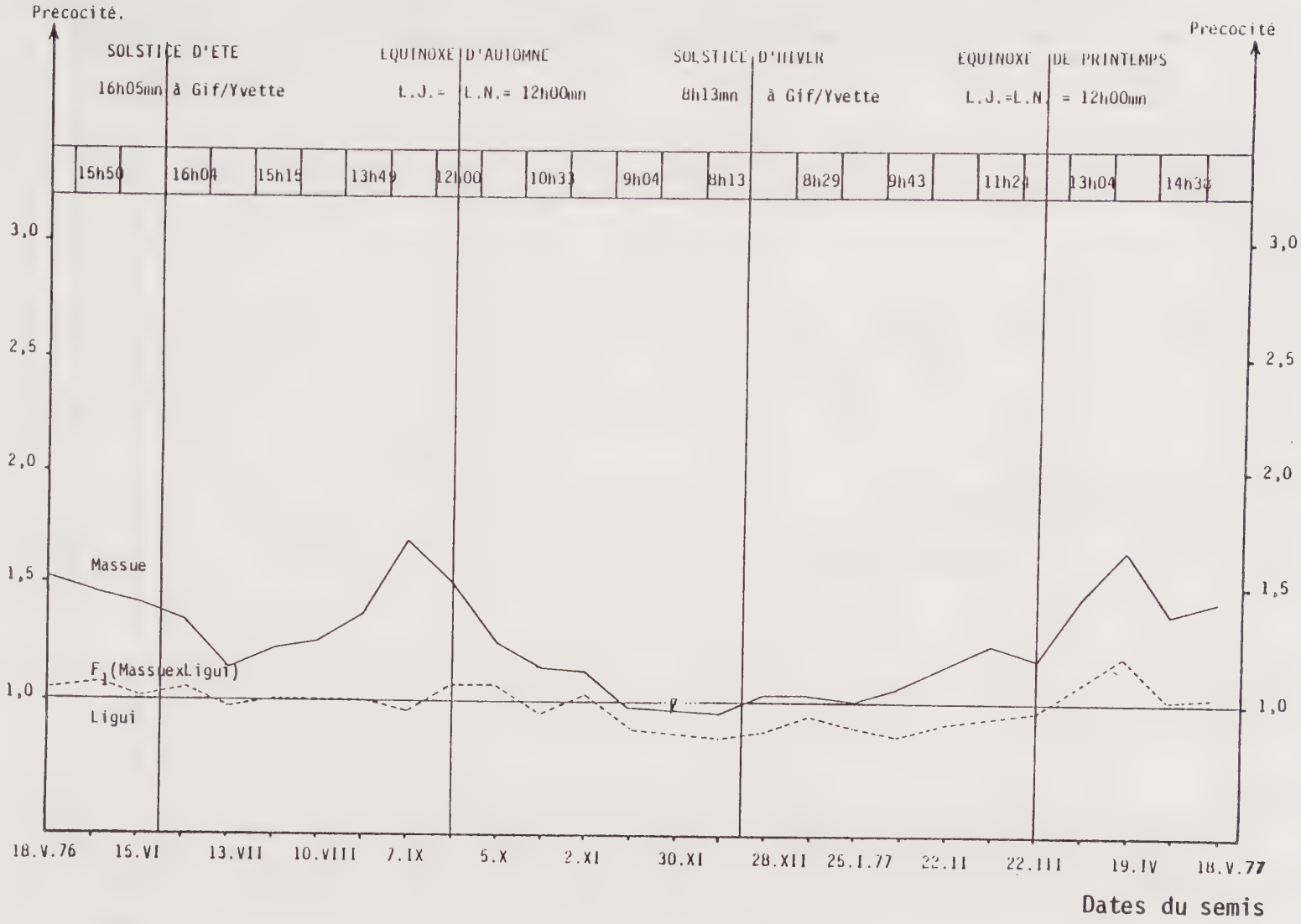


Figure 10: Délai d'épiaison des génotypes Massue, Ligui et de leur Hybride F_1 pour des semis échelonnés sur une année à Gif-sur-Yvette (intensité lumineuse et longueur de jour naturelles).

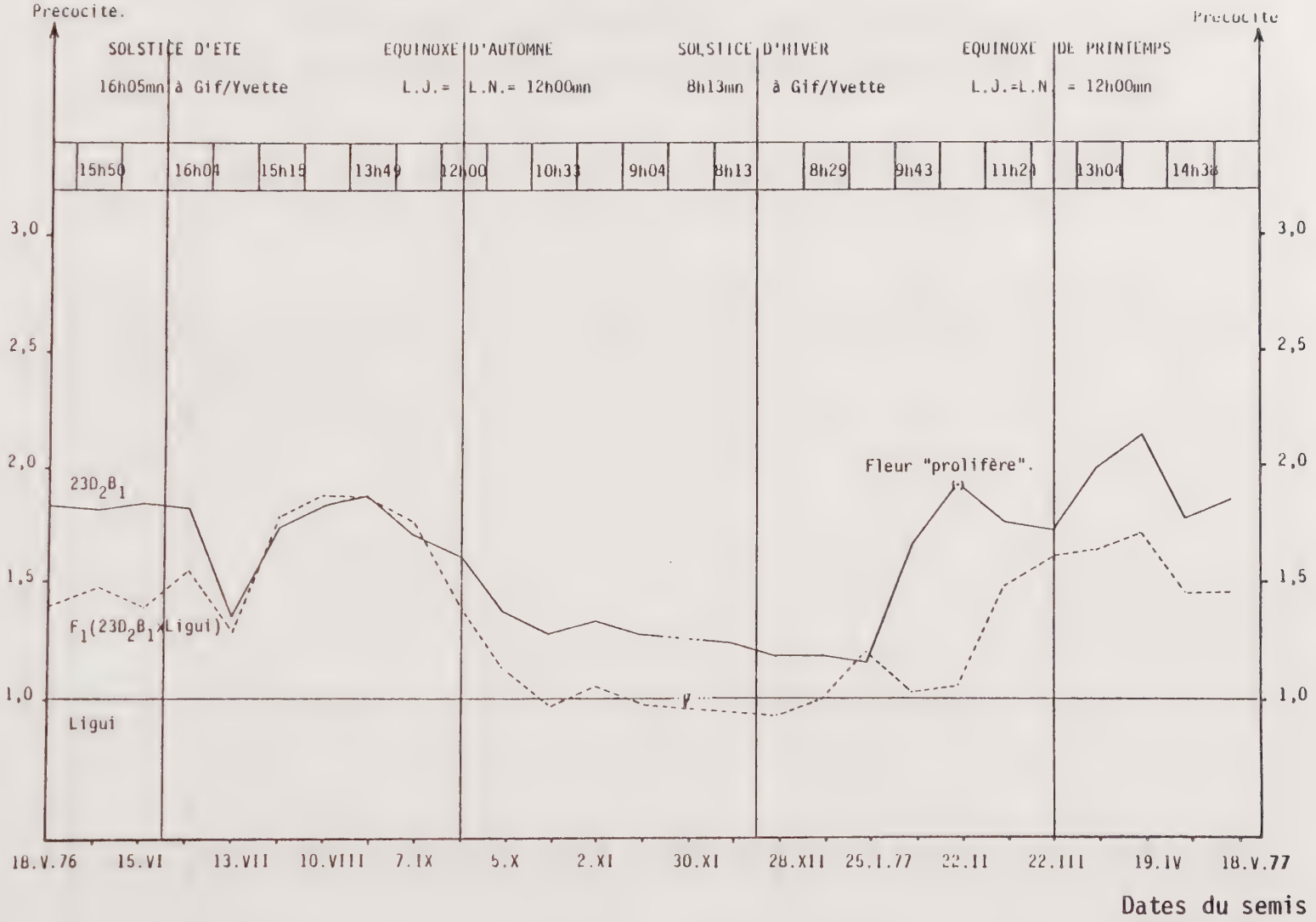


Figure 11: Délai d'épiaison des génotypes $23D_2B_1$, Ligui et de leur hybride F_1 pour des semis échelonnés sur une année à Gif-sur-Yvette (intensité lumineuse et longueur de jour naturelles).

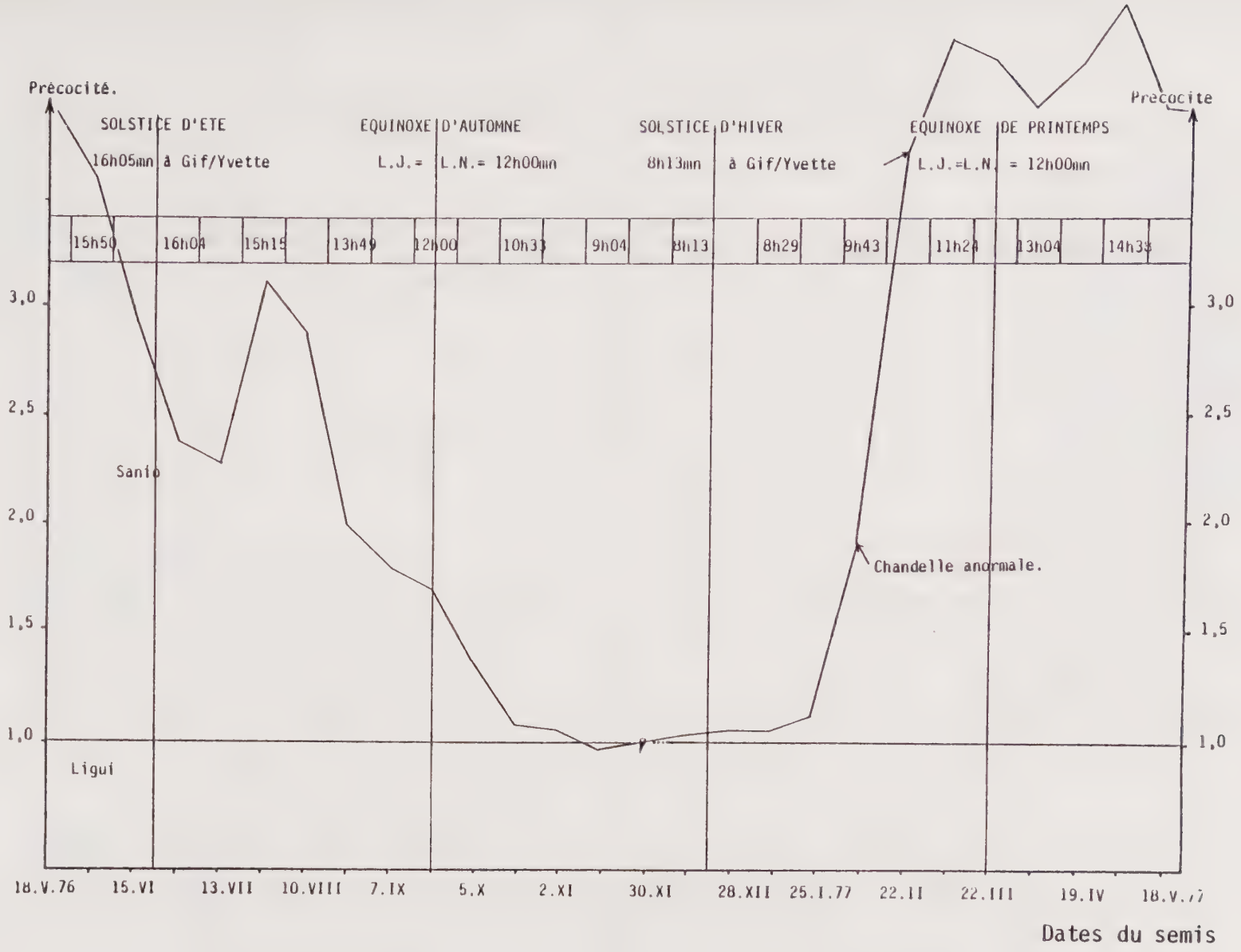


Figure 12: Délai d'épiaison du génotype Sanio pour des semis échelonnés sur une année à Gif-sur-Yvette (intensité lumineuse et longueur de jour naturelles).

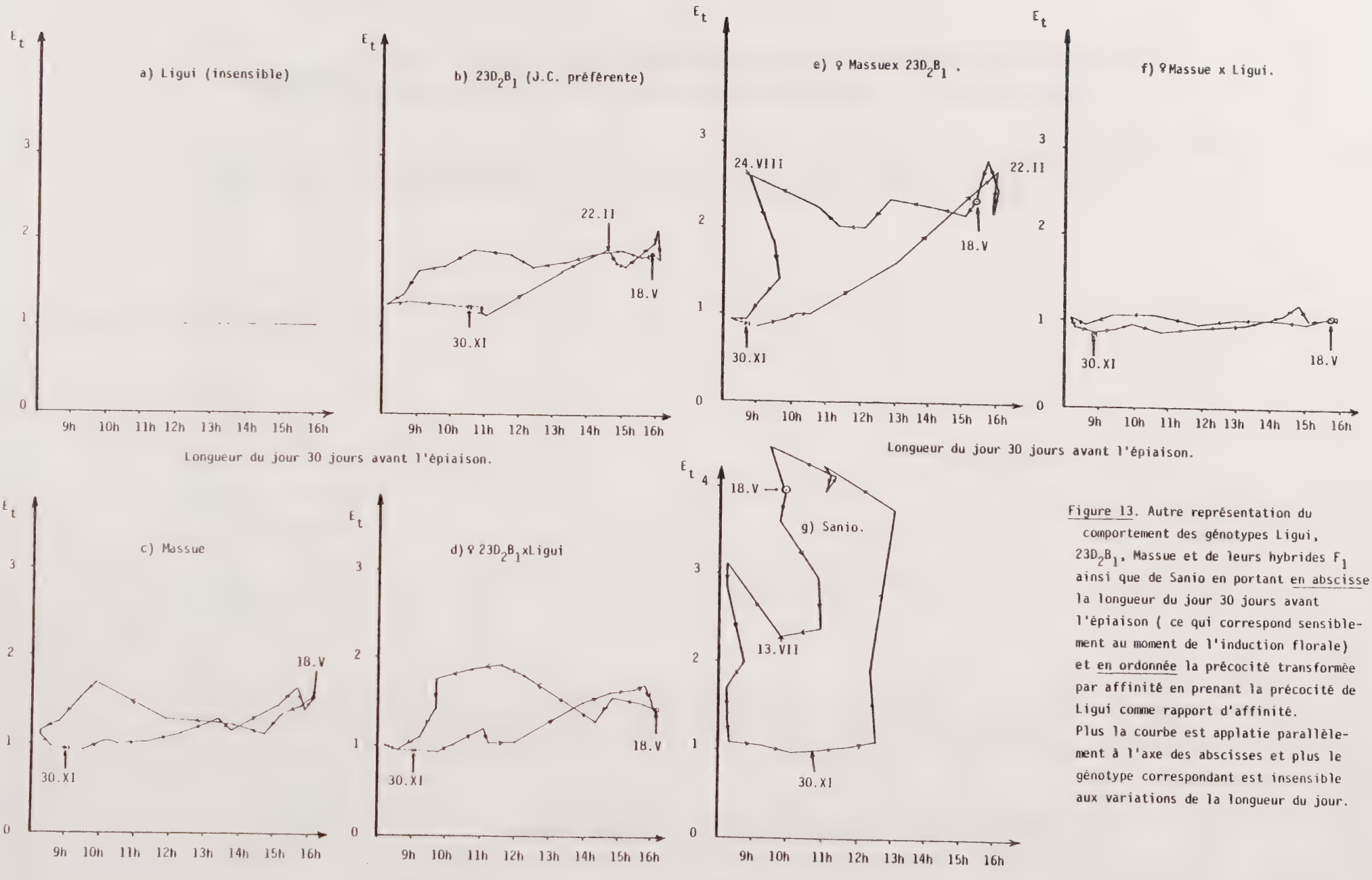


Figure 13. Autre représentation du comportement des génotypes Ligui, $23D_2B_1$, Massue et de leurs hybrides F_1 ainsi que de Sanio en portant en abscisse la longueur du jour 30 jours avant l'épiaison (ce qui correspond sensiblement au moment de l'induction florale) et en ordonnée la précocité transformée par affinité en prenant la précocité de Ligui comme rapport d'affinité.
Plus la courbe est applatie parallèlement à l'axe des abscisses et plus le génotype correspondant est insensible aux variations de la longueur du jour.

génotype \ Date de semis		18.V	1.VI	15.VI	29.VI	13.VII	27.VII	10.VIII	24.VIII	7.IX	21.IX	5.X	19.X	2.XI	16.XI
		← A N N E E 1 9 7 6													
LIGUI	J =	29/6	13/7	26/7	12/8	31/8	13/9	23/9	9/10	27/10	13/11	6/12	1/1	22/1	17/2
	ETP =	42	43	41	44	49	48	44	46	50	53	62	74	81	93
$23D_2B_1$		3/8	17/8	30/8	17/9	2/10	17/10	30/10	18/11	1/12	16/12	29/12	22/1	17/2	15/3
		77	78	76	80	81	83	81	86	85	86	85	95	107	119
MASSUE		21/7	2/8	12/8	27/8	7/9	23/9	4/10	26/10	1/12	10/12	21/12	12/1	1/2	14/2
		64	63	58	59	56	58	55	63	85	80	77	85	91	90
♀ $23D_2B_1$ x LIGUI		16/7	2/8	11/8	5/9	14/9	20/10	1/11	16/11	4/12	4/12	13/12	30/12	26/1	14/2
		59	63	57	68	63	86	83	86	88	74	69	72	85	90
♀ MASSUE x $23D_2B_1$		23/8	2/9	15/9	11/10	22/10	4/11	16/11	23/12	8/12	6/12	17/12	27/12	17/1	7/2
		99	94	92	104	101	100	98	121	92	76	73	69	76	83
♀ MASSUE x LIGUI		1/7	16/7	27/7	16/8	30/8	13/9	23/9	9/10	25/10	17/11	11/12	29/12	24/1	7/2
		44	46	42	46	48	48	44	46	48	57	67	71	83	83

TABLEAU 2 : Dates d'épiaison moyennes et ETP des génotypes Ligui, $23D_2B_1$ et Massue ainsi que de leurs hybrides F_1 en conditions de superserres à Gif-sur-Yvette (Intensité lumineuse et longueur de jours naturelles).

Génotype \ Date de semis	ANNEE 1976 30.XI	14.XII	28.XII	ANNEE 1977 11.I	25.I	8.II	22.II	8.III	22.III	5.IV	19.IV	3.V	18.V	31.V
LIGUI J =	♂	9/3	13/3	15/3	22/3	3/4	16/4	28/4	9/5	23/5	30/5	15/6	31/6	13/7
ETP =	–	85	75	63	56	54	52	51	48	48	41	43	43	43
$23D_2B_1$	♂	29/3	27/3	27/3	31/3	9/5	2/6 F. anorm.	6/6	12/6	10/7	16/7	19/7	6/8	18/8
	–	105	89	75	65	90	100	90	82	96	88	77	80	79
MASSUE	11/3	4/3	15/3	17/3	22/3	7/4	23/4	11/5	17/5	13/6	26/6	1/7	18/7	5/8
	101	80	77	65	56	58	60	64	56	69	68	59	61	66
♀ $23D_2B_1$ x LIGUI	4/3	4/3	8/3	15/3	2/4	4/4	18/4	23/5	7/6	22/6	28/6	5/7	20/7	6/8
	94	80	70	63	67	55	55	76	77	78	70	63	63	67
♀ MASSUE x $23D_2B_1$	3/3	25/2	9/3	16/3	22/3	6/5	12/7 F. anorm.	5/7	5/7	2/8	12/8	20/8	22/8	31/8
	93	73	71	64	56	87	140	119	105	119	115	109	96	92
♀ MASSUE x LIGUI	23/2	23/2	4/3	11/3	16/3	26/3	11/4	24/4	7/5	27/5	7/6	15/6	1/7	15/7
	85	71	66	59	50	46	47	47	46	52	49	43	44	45

TABLEAU 2 : Dates d'épiaison moyennes et ETP des génotypes Ligui, $23D_2B_1$ et Massue ainsi que de leurs hybrides F_1 en conditions de superserres à Gif-sur-Yvette. (Intensité lumineuse et longueur de jours naturelles).-

(suite)

N.B. Les chiffres soulignés (---) correspondent à des plantes dont l'induction a été perturbée par une alternance jours courts-jours longs autour du seuil de sensibilité photopériodique.

Génotype \ Date de semis	18.V	1/VI	15/VI	29/VI	13/VII	27/VII	10/VIII	24/VIII	7/IX	21/IX	5/X	19/X	2/XI	16/XI
	ANNEE 1976													
LIGUI	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
$23D_2B_1$	1,83	1,81	1,85	1,82	1,78	1,73	1,84	1,87	1,70	1,62	1,37	1,28	1,32	1,28
MASSUE	1,52	1,47	1,41	1,34	1,14	1,21	1,25	1,37	1,70	1,51	1,24	1,15	1,12	0,97
♀ $23D_2B_1$ x LIGUI	1,40	1,47	1,39	1,55	1,29	1,79	1,89	1,87	1,76	1,40	1,11	0,97	1,05	0,97
♀ MASSUE x $23D_2B_1$	2,36	2,19	2,24	2,36	2,06	2,08	2,23	2,63	1,84	1,43	1,18	0,93	0,94	0,89
♀ MASSUE x LIGUI	1,05	1,07	1,02	1,05	0,98	1,00	1,00	1,00	0,96	1,08	1,08	0,96	1,02	0,89

TABLEAU 3 : Dates d'épiaison moyennes des génotypes Ligui, $23D_2B_1$ et Massue ainsi que de leurs hybrides F_1 en conditions de superserres à Gif-sur-Yvette. (Intensité lumineuse et longueur de jours naturelles).-

Données transformées par affinité en considérant que Ligui étant une plante insensible, la variation de la durée de son cycle est liée à des facteurs trophiques et photosynthétiques indépendants de la sensibilité photopériodique. La valeur enregistrée pour la durée du cycle de Ligui est donc prise comme rapport d'affinité pour chaque date de semis.

Génotype \ Date de semis	ANNEE 1976			ANNEE 1977										
	30.XI	14.XII	28.XII	11.I	25.I	8.II	22.II	8.III	22.III	5.IV	19.IV	3.V	18.V	31.V
LIGUI	♂ —	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
$23D_2B_1$	♂ —	1,24	1,19	1,19	1,16	1,67	♂. anorm. 1,92	1,76	1,71	2,00	2,15	1,79	1,86	1,84
MASSUE	—	0,94	1,03	1,03	1,00	1,07	1,15	1,25	1,17	1,44	1,66	1,37	1,42	1,53
♀ $23D_2B_1$ x LIGUI	—	0,94	0,93	1,00	1,20	1,02	1,06	1,49	1,60	1,63	1,71	1,47	1,47	1,56
♀ MASSUE x $23D_2B_1$	—	0,86	0,95	1,02	1,00	1,61	♂. anorm. 2,69	2,33	2,19	2,48	2,80	2,53	2,23	2,14
♀ MASSUE x LIGUI	—	0,84	0,88	0,94	0,89	0,85	0,90	0,92	0,96	1,08	1,20	1,00	1,02	1,05

TABLEAU 3 (suite) : Dates d'épiaison moyennes des génotypes Ligui, $23D_2B_1$ et Massue ainsi que de leurs hybrides F_1 en conditions de superserres à Gif-sur-Yvette. (Intensité lumineuse et longueur de jours naturelles).

N.B. Les chiffres soulignés (---) correspondent à des plantes dont la floraison a été perturbée par une alternance jours courts-jours longs autour du seuil de sensibilité photopériodique.

Données transformées par affinité en considérant que Ligui étant une plante insensible, la variation de la durée de son cycle est liée à des facteurs trophiques et photosynthétiques indépendants de la sensibilité photopériodique. La valeur enregistrée pour la durée du cycle de Ligui est donc prise comme rapport d'affinité pour chaque date de semis.

Génotype \ Date de semis		18/V	1.VI	15/VI	29/VI	13/VII	27/VII	10/VIII	24/VIII	7/IX	21/IX	5/X	19.X	2.XI	16.XI
LIGUI	Date :	29/5	13/6	26/6	12/7	31/7	13/8	23/8	9/9	27/9	13/10	6/11	1/12	22/12	17/1
	LJ :	15h45	16h04	16h05	15h48	15h05	14h26	13h53	12h55	11h50	10h53	9h34	8h30	8h11	8h42
$23D_2B_1$		3/7	17/7	30/7	17/8	2/9	17/9	30/9	18/10	1/11	16/11	29/11	22/12	17/1	15/2
		16h00	15h38	15h07	14h12	13h19	12h26	11h40	10h37	9h50	9h04	8h34	8h11	8h42	10h06
MASSUE		21/6	2/7	12/7	27/7	7/8	23/8	4/9	26/9	1/11	10/11	21/11	12/12	1/1	14/1
		16h07	16h01	15h48	15h15	14h44	13h53	13h12	11h54	9h50	9h21	8h51	8h15	8h16	8h35
♀ $23D_2B_1$ x LIGUI		16/6	2/7	11/7	5/8	14/8	20/9	1/10	16/10	4/11	4/11	13/11	30/11	26/12	14/1
		16h05	16h01	15h49	14h50	14h22	12h15	11h36	10h43	9h40	9h40	9h13	8h32	8h12	8h35
♀ MASSUE x $23D_2B_1$		23/7	2/8	15/8	11/9	22/9	4/10	16/10	23/11	8/11	6/11	17/11	27/11	17/12	7/1
		15h25	14h59	14h19	12h47	12h08	11h26	10h43	8h46	9h27	9h34	9h01	8h38	8h12	8h23
♀ MASSUE x LIGUI		1/6	16/6	27/6	16/7	30/7	13/8	23/8	9/9	25/9	17/10	11/11	29/11	24/12	7/1
		15h50	16h05	16h05	15h40	15h07	14h26	13h53	12h55	11h58	10h39	9h19	8h34	8h11	8h23

TABLEAU 4 : Longueur du jour, trente jours avant l'épiaison des génotypes Ligui, $23D_2B_1$ et Massue ainsi que de leurs hybrides F_1 en conditions de superserres à Gif-sur-Yvette (Intensité lumineuse et longueur de jours naturelles).-

Génotype \ Date de semis	30.XI	14.XII	28.XII	11.I	25.I	8.II	22.II	8.III	22.III	5.IV	19.IV	3.V	18.V	31.5
	ANNEE 1976 →			A N N E E 1 9 7 7 →										
LIGUI Date :	♀	9/2	13/2	15/2	22/2	3/3	16/3	28/3	9/4	23/4	30/4	15/5	31/5	13/6
LJ :		9h46	9h59	10h06	10h30	11h06	11h52	12h36	13h18	14h07	14h29	15h13	15h49	16h04
$23D_2B_1$	♀	29/2	27/2	27/2	2/3	9/4	2/5	6/5	12/5	10/6	16/6	19/6	6/7	18/7
		10h55	10h48	10h48	11h02	13h18	14h36 F. anorm.	14h48	15h05	16h02	16h05	16h06	15h56	15h37
MASSUE	11/2	4/2	15/2	17/2	22/2	7/3	23/3	11/4	17/4	13/5	26/5	1/6	18/6	5/7
	9h53	9h30	10h06	10h13	10h30	11h20	12h17	13h26	13h46	15h07	15h39	15h50	16h06	15h58
♀ $23D_2B_1$ x LIGUI	4/2	4/2	8/2	15/2	2/3	4/3	18/3	23/4	7/5	22/5	28/5	5/6	20/6	6/7
	9h30	9h30	9h43	10h06	11h02	11h09	12h00	14h07	14h51	15h31	15h43	15h56	16h06	15h56
♀ MASSUE x $23D_2B_1$	3/2	25/1	9/2	16/2	22/2	6/4	12/6	5/6	5/6	2/7	12/7	20/7	22/7	31/7
	9h27	9h02	9h46	10h10	10h30	13h07	16h03 F. anorm.	15h56	15h56	16h01	15h48	15h31	15h27	15h05
♀ MASSUE x LIGUI	23/1	23/1	4/2	11/2	16/2	26/2	11/3	24/3	7/4	27/4	7/5	15/5	1/6	15/6
	8h56	8h56	9h30	9h53	10h10	10h44	11h34	12h21	13h11	14h19	14h51	15h13	15h50	16h05

TABLEAU 4 (suite) : Longueur du jour, trente jours avant l'épiaison des génotypes Ligui, $23D_2B_1$ et Massue ainsi que de leurs hybrides F_1 en conditions de superserres à Gif-sur-Yvette (Intensité lumineuse et longueur de jours naturelles).-

Génotype \ Date de semis		18.V	1.VI	15.VI	29.VI	13.VII	27.VII	10.VIII	24.VIII	7.IX	21.IX	5.X	19.X	2.XI	16.XI
		ANNEE 1976													
LIGUI	ETP	42	43	41	44	49	48	44	46	50	53	62	74	81	93
SANIO	J =	31/10	2/11	13/10	12/10	2/11	24/12	25/12	24/11	6/12	20/12	29/12	7/1	28/1	14/2
	ETP =	165	155	120	105	112	150	127	92	90	90	85	80	87	90
SANIO	$\frac{\text{ETP}}{\text{ETP Ligui}}$	3,93	3,60	2,93	2,39	2,29	3,13	2,89	2,00	1,80	1,70	1,37	1,08	1,07	0,97
L.J. 30 jours avant ETP.		9h52	9h46	10h53	10h57	9h46	8h11	8h12	8h44	8h22	8h11	8h14	8h23	9h10	10h03

Tableau 5 : Comportement du génotype Sanio en conditions de superserres à Gif-sur-Yvette (Intensité lumineuse et longueur de jours naturelles):

-Dates d'épiaison et E.T.P. ,

-Précocité transformée par affinité en prenant la précocité de Ligui comme rapport d'affinité,

-Longueur du jour 30 jours avant l'épiaison (moment présumé de l'induction florale).

Génotype \ Date de semis	ANNEE 1976			ANNEE 1977									
	30.XI	14.XII	28.XII	11.I	25.I	8.II	22.II	8.III	22.III	5.IV	19.IV	3.V	18.V
LIGUI ETP =	?	85	75	63	56	54	52	51	48	48	41	43	43
SANIO J =	16/3	11/3	17/3	18/3	28/3	23/5	5/9	11/10	8/10	10/10	6/10	9/11	4/11
SANIO ETP =	106	87	79	66	62	104	195	217	200	190	170	190	170
SANIO ETP / ETP Ligui	–	1,02	1,05	1,05	1,11	1,93	3,75	4,25	4,17	3,96	4,15	4,42	3,95
L.J. 30 jours avant ETP	–	11h34	11h56	12h00	12h36	12h24	13h08	11h00	11h11	11h04	11h18	9h24	9h40

Tableau 5 (suite) : Comportement du génotype Sanio en conditions de superserres à Gif-sur-Yvette (Intensité lumineuse et longueur de jours naturelles):

-Dates d'épiaison et E.T.P. ,

-Précocité transformée par affinité en prenant la précocité de Ligui comme rapport d'affinité,

-Longueur du jour 30 jours avant l'épiaison (moment présumé de l'induction florale).

comportement d'un génotype donné est représenté par une courbe fermée d'autant plus applatie parallèlement à l'axe des abscisses que le génotype considéré est plus insensible à la longueur du jour (cas extrême de l'hybride F_1 (Massue x Ligui)). A l'opposé, Sanio schématise la réponse obtenue avec un génotype sensible à la longueur du jour et dont le seuil se situe aux alentours de 13h.

- Massue est dans l'ensemble plus tardif que Ligui. Il présente une assez bonne régularité malgré un allongement de son cycle plus brutalement acquis lorsque la luminosité faiblit (à partir du mois de septembre) de même qu'au mois d'avril lorsque les jours allongent et que la luminosité est importante . On note cependant que par comparaison avec Ligui, Massue arrive à fleurir même pendant la période la plus défavorable des semis de fin novembre. Cette période correspond à son cycle maximum (100 jours environ) mais la floraison a lieu cependant. Par comparaison avec Ligui, Massue apparaît comme une plante sensible à la longueur du jour (plante jours courts préférente).

- Le comportement de $23D_2B_1$ est plus complexe. Son cycle est long en luminosité forte et jours longs. Il se raccourcit brusquement quand la luminosité est encore importante et les jours courts décroissants, puis il se rallonge à nouveau quand la luminosité devient faible et il manifeste alors un comportement comparable à celui de Ligui au moment des semis de fin novembre. Les plantes sont très étiolées et ne fleurissent plus. En jours croissants et intensité lumineuse croissante on assiste à un comportement très particulier et caractéristique de $23D_2B_1$: après un raccourcissement rapide du cycle jusqu'aux semis de fin janvier (cf. fig. 11), il y a un brusque rallongement et même absence de floraison pour le semis du 22 février. Les plantes sont pourtant très bien développées mais il y a réversion du méristème du stade floral au stade végétatif. Ceci s'accompagne d'une perturbation de la morphogenèse florale et de l'apparition d'une sorte de "balai de sorcière" avec de très nombreuses feuilles de taille réduite, la croissance végétative normale ne reprend pas par la suite et nous ne pouvons pas vraiment parler de fleur prolifère dans ce cas.

Pour les autres dates de semis, nous observons une floraison normale de $23D_2B_1$ mais la courbe reste toujours très irrégulière. Deux phénomènes nous semblent importants à retenir pour $23D_2B_1$: ce sont tout d'abord le brusque raccourcissement de son cycle en journées courtes et à forte intensité lumineuse et ensuite la perturbation de la morphogenèse florale au printemps.

Ces deux événements nous semblent importants pour caractériser $23D_2B_1$ comme étant une plante ayant un seuil photopériodique marqué alors que Massue et Ligui sont soit jours courts préférants soit insensibles. Dans le premier cas (brusque raccourcissement du cycle), lorsque le seuil de $23D_2B_1$ est franchi le cycle devient très court (65 jours) pour peu que l'intensité lumineuse soit suffisante pour permettre à $23D_2B_1$ d'exprimer ses potentialités. Ce comportement qui correspond à un semis le 13/7 correspond à une période d'induction qui se situe aux alentours du début du mois d'août (cf. chapitre sur les phases du développement). Or à ce moment là, les jours durent 14h 30 environ. Nous pouvons donc prévoir que le seuil de $23D_2B_1$ est proche de 14h 30. Dans le 2ème cas (perturbation de la morphogenèse florale) les plantes vont subir une période de jours courts croissants vraisemblablement en dessous du seuil d'induction et elles vont subir un début d'induction florale quand la phase juvénile sera terminée (cf. chapitre sur les phases du développement chez le mil). Mais à ce moment-là les jours continuent d'allonger très rapidement (variation de la longueur du jour maximale le 21 mars) et le seuil d'induction est franchi ce qui va bloquer le processus initié précédemment et aboutir à une perturbation de la morphogenèse florale normale. Si l'on tient compte du fait que les plantes manifestent ce comportement environ 100 jours après le semis (22/2) donc environ fin mai et que la manifestation visible du fonctionnement du méristème nécessite environ 1 mois (cf. chapitre sur les phases du développement) on situe donc aux environs de la fin avril la perturbation du fonctionnement du méristème et la longueur du jour est alors voisine de 14h 30 (situation astronomique symétrique de celle du mois d'août au solstice d'été). Nous retrouvons donc une valeur comparable à celle précédemment observée. Le franchissement de ce seuil de 14h 30 s'accompagne de modifications notables dans le déroulement de la floraison (bien que la floraison ait

toujours lieu) mais nous voyons également l'importance du fait de le franchir en jours décroissants (pas de perturbation de la morphogenèse florale) ou en jours croissants (profonde perturbation de la morphogenèse florale) (Dans sa station d'origine à Tifton (Georgie, U.S.A.), $23D_2B_1$ n'est jamais bloqué dans sa floraison car les jours font 14h 00 au maximum). Le comportement des hybrides va s'inscrire de façon variée à l'intérieur du cadre que nous venons de décrire à propos des lignées de base.

L'hybride Massue x Ligui suit constamment le comportement du parent Ligui (cf. figure 10) si ce n'est qu'il reste floral comme Massue au moment des faibles intensités lumineuses. L'hybride Massue x $23D_2B_1$ présente un hétérosis vers la tardivité en période d'intensité lumineuse forte et bascule vers une précocité supérieure à celle des parents en luminosité faible. (cf. figure 9). Il n'est pas bloqué par les intensités lumineuses faibles et se comporte alors comme Massue. Par contre, pour le semis du 22 février on observe un comportement identique à celui de $23D_2B_1$ avec perturbation de la morphogenèse florale (cf. figure 14). Ensuite l'hybride reste tardif comme au début de l'expérience. Le comportement de l'hybride $23D_2B_1$ x Ligui que nous approfondirons davantage par la suite est encore plus original (cf. figure 11). D'abord intermédiaire entre les parents, il se confond parfaitement avec $23D_2B_1$ en phase de jours plus courts mais de luminosité importante, puis bascule complètement vers un comportement de type Ligui pendant les mois d'octobre et novembre en luminosité faible. Alors que $23D_2B_1$ et Ligui sont bloqués dans leur floraison par les jours très courts à très faible intensité lumineuse, l'hybride peut fleurir. Ce type de comportement nous permet de conclure que l'hybride plus vigoureux et mieux développé que les parents ne subit pas les mêmes limitations physiologiques qu'eux et le comportement [F] chez Ligui et $23D_2B_1$ est bien dans ce cas d'ordre physiologique (limitation trophique) et non photopériodique. Ensuite l'hybride a un comportement proche de Ligui ; il ne réagit pas au franchissement du seuil qui perturbe $23D_2B_1$ et reste insensible comme Ligui. Ensuite il reprend un comportement intermédiaire comme au début de l'expérience.

Les résultats obtenus avec Sanio (cf. tableau 5 ; figures 12 et 13 g) sont bien caractéristiques d'une plante de jours courts obligatoire (S.D.P. :

Figure 14. - Floraison anormale de l'hybride F_1 (♀ Massue x $23D_2B_1$) cultivé en superserre en longueur de jour et éclairage naturels (semis du 22/2/77).

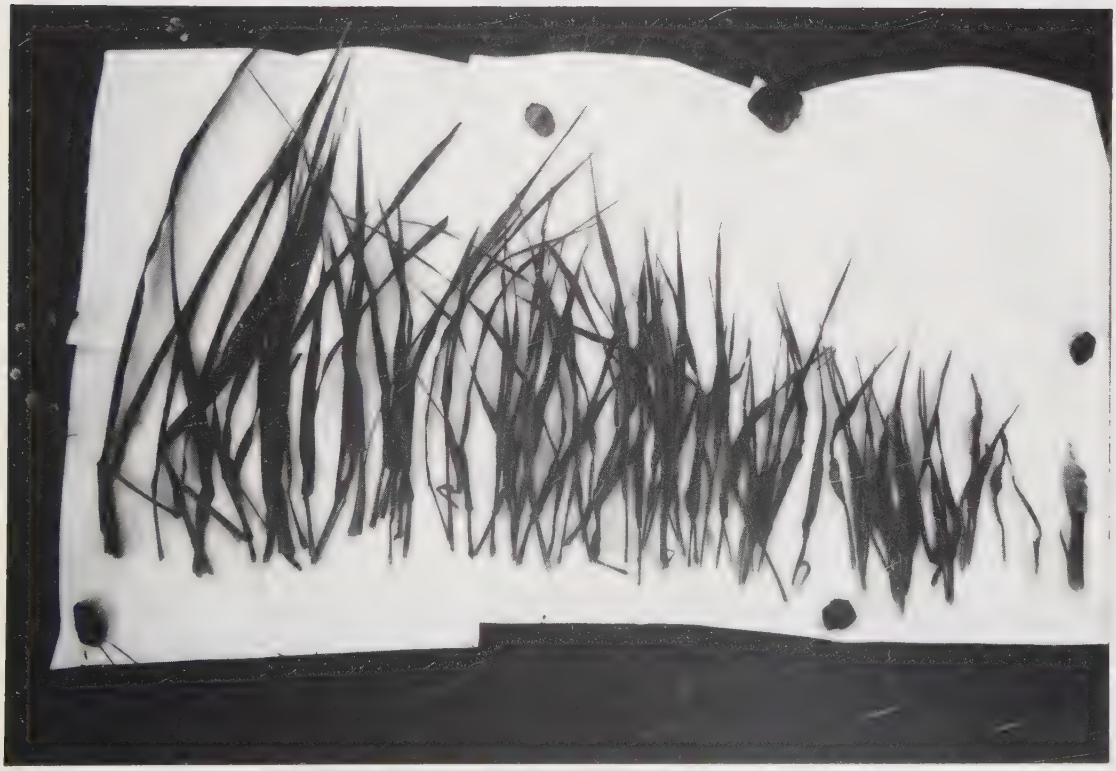
a) Aspect de la plante entière.

b) Dissection de la zone apicale.

FIGURE 14

a)

b)



quand les jours sont longs la floraison est bloquée et l'on constate qu'il n'y a pas de floraison possible du 23 mai (semis du 8 février) au 5 septembre (semis du 22 février). Ce bloquage correspond à un seuil d'environ 13 heures (cf. figure 13 g) et les plantes sont alors très tardives (plus de 200 jours). Par contre, en période de jours courts (semis du 19/10 au semis du 25/1) Sanio devient aussi précoce que Ligui. Notons enfin que Sanio présente comme $23D_2B_1$ un brusque raccourcissement de son cycle lorsque les jours sont courts et la luminosité importante et que l'on observe également des anomalies de floraison pour les semis effectués en fin d'hiver quand les jours rallongent rapidement (semis du 8 février et du 22 février).

En conclusion, cette étude met en évidence, non seulement la multiplicité des comportements de différentes lignées de mil (Massue - Ligui - $23D_2B_1$ - Sanio), mais encore la diversité des positions relatives d'un hybride F_1 par rapport à ses parents ce qui traduit vraisemblablement une égale diversité des systèmes géniques mis en jeu dans le déterminisme de la précocité lue comme la résultante de tous les systèmes géniques liés au comportement floral. Ce déplacement de l'hybride vers des pôles d'attraction soit parentaux, soit originaux (que les études de nos prédécesseurs traduisent en termes de dominance, superdominance ou additivité) ne concerne pas seulement la date d'épiaison mais également l'ensemble des caractéristiques de la morphologie et du développement de la plante comme nous allons le montrer maintenant.

b) Comportement des lignées $23D_2B_1$, Ligui et Massue en conditions de Phytotron pour des longueurs de jour variées.

Dans les conditions de Phytotron précédemment décrites (salle 12), nous avons évalué le délai d'épiaison (nombre de jours écoulés entre le semis et l'apparition de la chandelle) des génotypes $23D_2B_1$, Ligui et Massue. (cf. figure 15).

- Ligui se comporte comme une plante apte à fleurir en toute longueur du jour. Elle est également précoce dans toutes les conditions, son cycle semis-épiaison durant environ une quarantaine de jours. L'ensemble

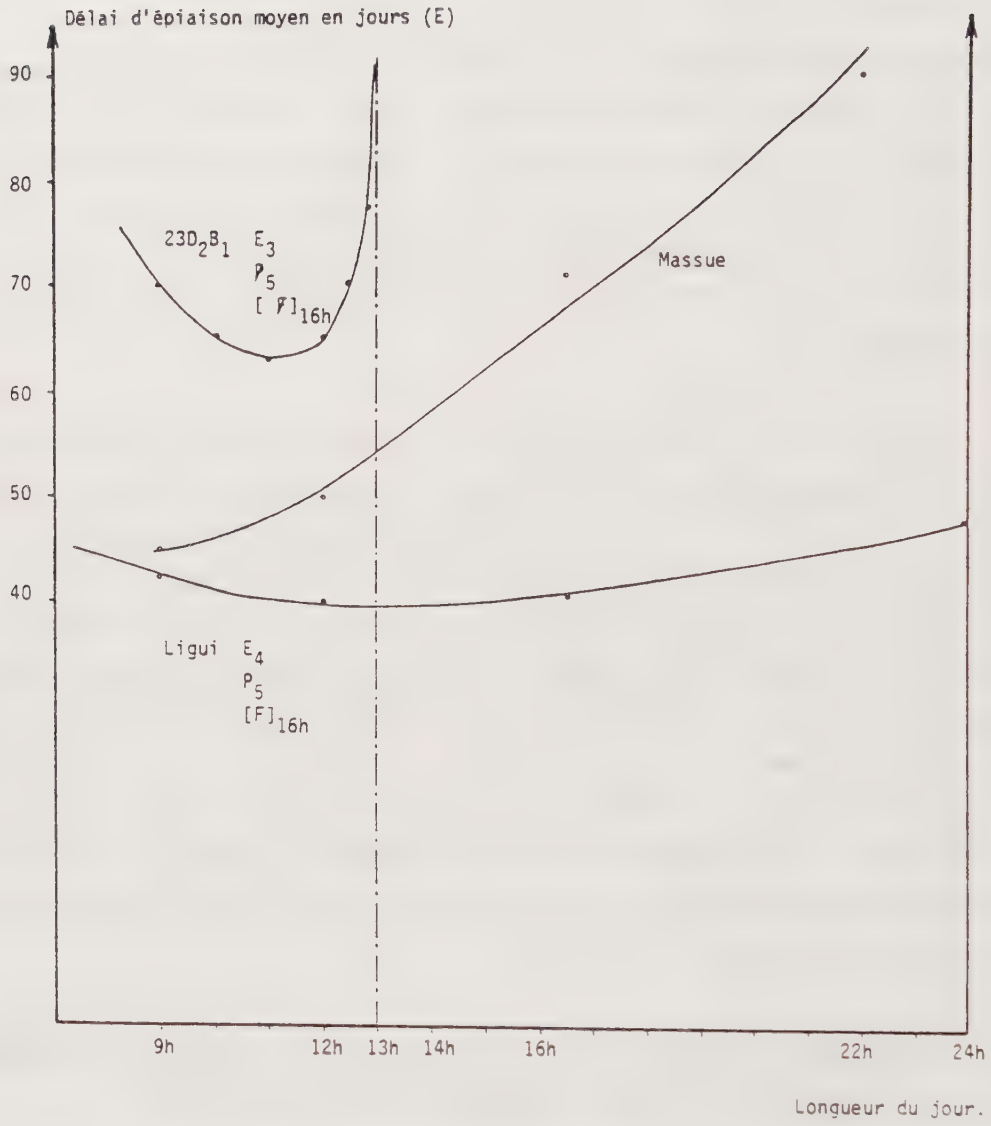


Figure 15: Délai de floraison en fonction de la longueur du jour des génotypes $23D_2B_1$, Massue et Ligui en salle 12 du Phytotron (température 32°C - 27°C synchronisée sur la longueur de jour 9h; H.R. = 80%).

de ces deux propriétés, aptitude à fleurir et cycle constant, caractérisent ce que nous appellerons l'insensibilité photopériodique de Ligui.

- $23D_2B_1$ contrairement à Ligui ne peut pas fleurir dans toutes les conditions de longueur de jour. On peut déterminer pour ce génotype un seuil de sensibilité photopériodique en faisant varier la longueur de jour. Ce seuil se situe vers 13h au Phytotron. Toutes les longueurs de jours supérieures à 13h bloquent la floraison de $23D_2B_1$. Par contre, pour des longueurs de jour inférieures à 13h on a une modulation de la réponse florale avec un rallongement du cycle en jours très courts, lié à une limitation trophique, car dans ces conditions, les plantes ont un développement très réduit. Le cycle est minimum pour une longueur de jour de 11-12h. On observe de nouveau un rallongement rapide lorsque l'on approche du seuil de 13h. Le comportement de $23D_2B_1$ correspond (dans les conditions du Phytotron) à celui d'une plante nyctipériodique absolue (ou plante de jours courts obligatoire). Ceci provient en partie du fait que l'intensité lumineuse est, dans ces conditions, beaucoup plus faible qu'en champ.

- Massue est un génotype qui fleurit quelle que soit la longueur du jour mais son cycle est d'autant plus court que le jour est plus court. On ne peut pas mettre en évidence de seuil pour ce génotype dans la gamme des alternances jour-nuit utilisées (photopériodes circadiennes). Il correspond à une plante nyctipériodique préférante (ou plante de jours courts préférante).

Grâce à ces trois génotypes, Ligui, $23D_2B_1$, Massue nous obtenons donc une illustration en Phytotron des différents types de comportements observés dans les zones de culture du mil sur les variétés couramment cultivées. Il faut cependant noter que le comportement de ces génotypes tel qu'il a été décrit en Phytotron où l'intensité lumineuse est relativement faible n'est pas forcément le même dans des conditions où l'intensité lumineuse est plus élevée. En particulier, pour $23D_2B_1$, dans les superserres en été la floraison a lieu normalement en longueur de jour = 16h car l'ensoleillement est important à cette période de l'année.

C'est donc l'ensemble des conditions du Phytotron (longueur de jour = 16h - intensité lumineuse relativement faible - température 32°C le jour pendant 9h - 27°C la nuit pendant 15h et humidité relative 80%) qui détermine le comportement non floral ([F]) de $23D_2B_1$. Toute variation des paramètres contrôlés (intensité lumineuse - thermopériode) conduira à un comportement différent de ce génotype. (cf. travaux de Legay-Lefebvre, D., 1982).

c) Etude du développement et de la floraison de Ligui, $23D_2B_1$ et leurs hybrides réciproques en Phytotron 16h, 16h puis 9h et superserres 12h 30.

Dans cette expérimentation, nous avons limité le nombre des génotypes (4 seulement) pour pouvoir étudier simultanément différentes conditions de milieu. Les plantes ont fait l'objet de nombreuses mesures indivuelles réalisées de façon quotidienne ou hebdomadaire selon le caractère étudié. Les mesures ont eu pour but de décrire le plus précisément possible la formation de la touffe, le tallage, la montaison, l'épiaison et la floraison. Tous les caractères ont été analysés par la technique des composantes principales pour donner une représentation synthétique des phénomènes étudiés (43 caractères).

Le graphique de la figure 16 montre les positions des points représentatifs des hybrides et des parents dans le système d'axes 1-2 (40,36% de la variation totale). Le parent $23D_2B_1$ reste indéfiniment végétatif en conditions de Phytotron 16 heures. Tous les autres génotypes fleurissent et nous étudierons plus loin les délais d'épiaison en Phytotron des parents et de leurs hybrides.

Dans la présente analyse, l'observation des caractéristiques végétatives montre nettement que l'étude multidimentionnelle distingue d'abord les conditions de milieu (l'axe 1 dissociant les plantes ayant poussé en superserre de celles ayant poussé en Phytotron), puis les conditions de longueur de jour en Phytotron (l'axe 2 opposant les conditions Phytotron 16 heures et Phytotron 16h - 9h).

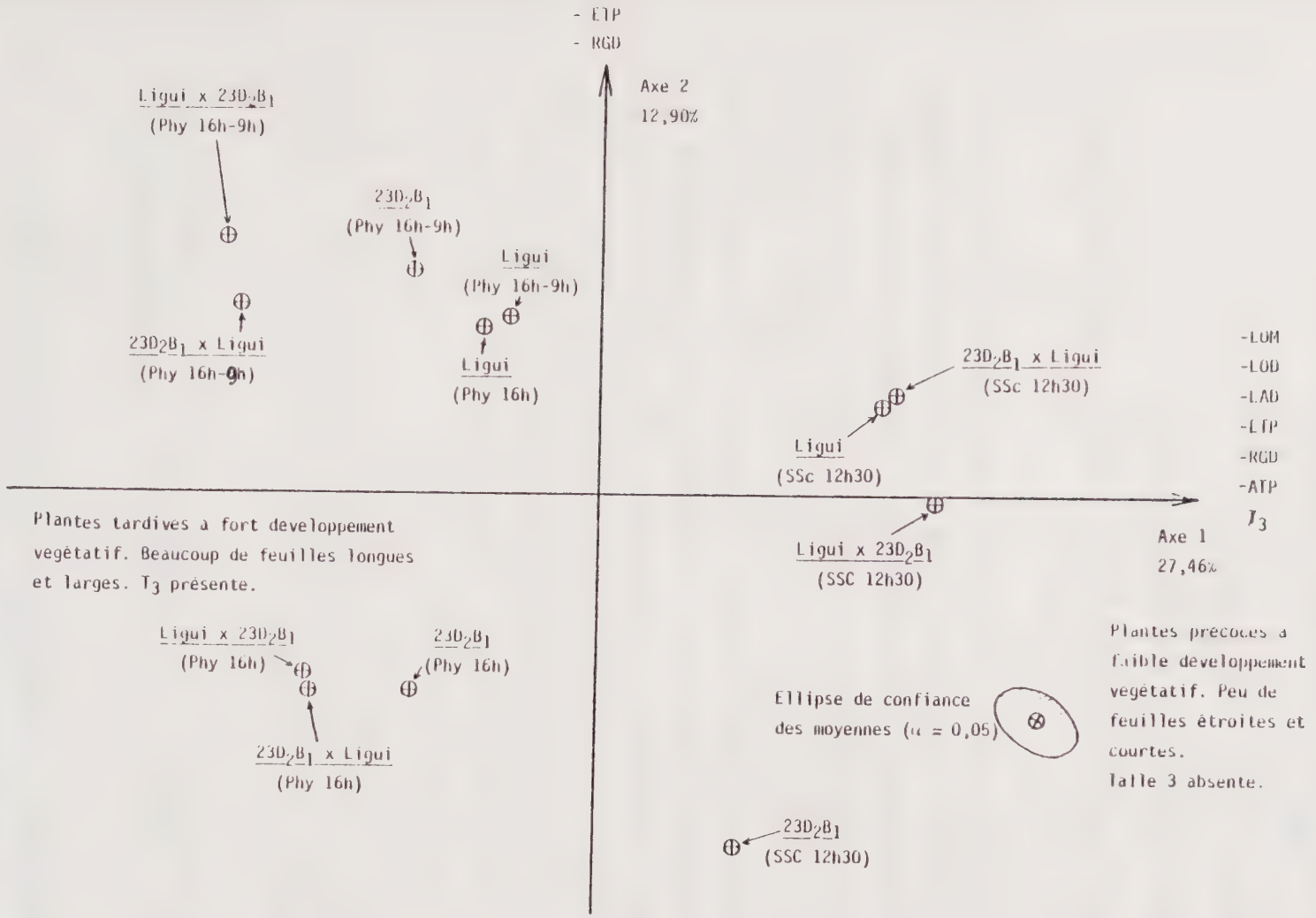


Figure 16. - Comportement floral et développement de Ligui, $23D_2B_1$ et leurs hybrides réciproques en Phytotron 16h, 16h-9h et Superserre 12 h 30.

Les positions des hybrides sont remarquables :

- proches de Ligui en superserre,

- proches de $23D_2B_1$ en Phytotron 16 heures,

- situés de façon originale et en dehors de l'axes $23D_2B_1$ Ligui en 16h-9h.

Ce résultat correspond assez étonnamment aux alternances du délai de floraison observées précédemment. Dans aucune des conditions étudiées les hybrides réciproques n'ont manifesté de différences significatives. Au cours de cette expérimentation, nous avons étudié de façon précise la cinétique de l'élaboration de la touffe ainsi que l'incidence du tallage sur l'épiaison. L'élaboration de la touffe est très simple et systématique (pour le système de notation des talles se reporter à la figure 17). L'ordre et la position des talles sont très définis et leur construction se fait par vagues successives bien déterminées. L'épiaison des talles n'est pas responsable de cette élaboration par vagues puisque le même profil s'exprime sur $23D_2B_1$ mis en conditions de développement uniquement végétatif. (cf. figure 18 d). La variété Ligui est invariante dans les deux conditions de Phytotron (16 heures et 16-9h). Chaque talle épie à son rythme propre (cf. figure 18 b et e).

La variété $23D_2B_1$ n'épie pas en 16 heures et son passage en 9 heures respecte le patron de vagues successives (cf. figure 18 c et d), à deux modifications près :

- la deuxième vague est réalisée avec des talles de rang supérieur (12 et au-delà), certaines talles intermédiaires n'étant plus jamais exprimées,

- l'épiaison de la talle principale et des talles primaires est très regroupée dans le temps (quasi-simultanée).

Les hybrides épient en 16 heures mais tardivement (cf. tableaux 6 et 7). Ils ont des vagues de tallage successives avec quelques talles escamotées

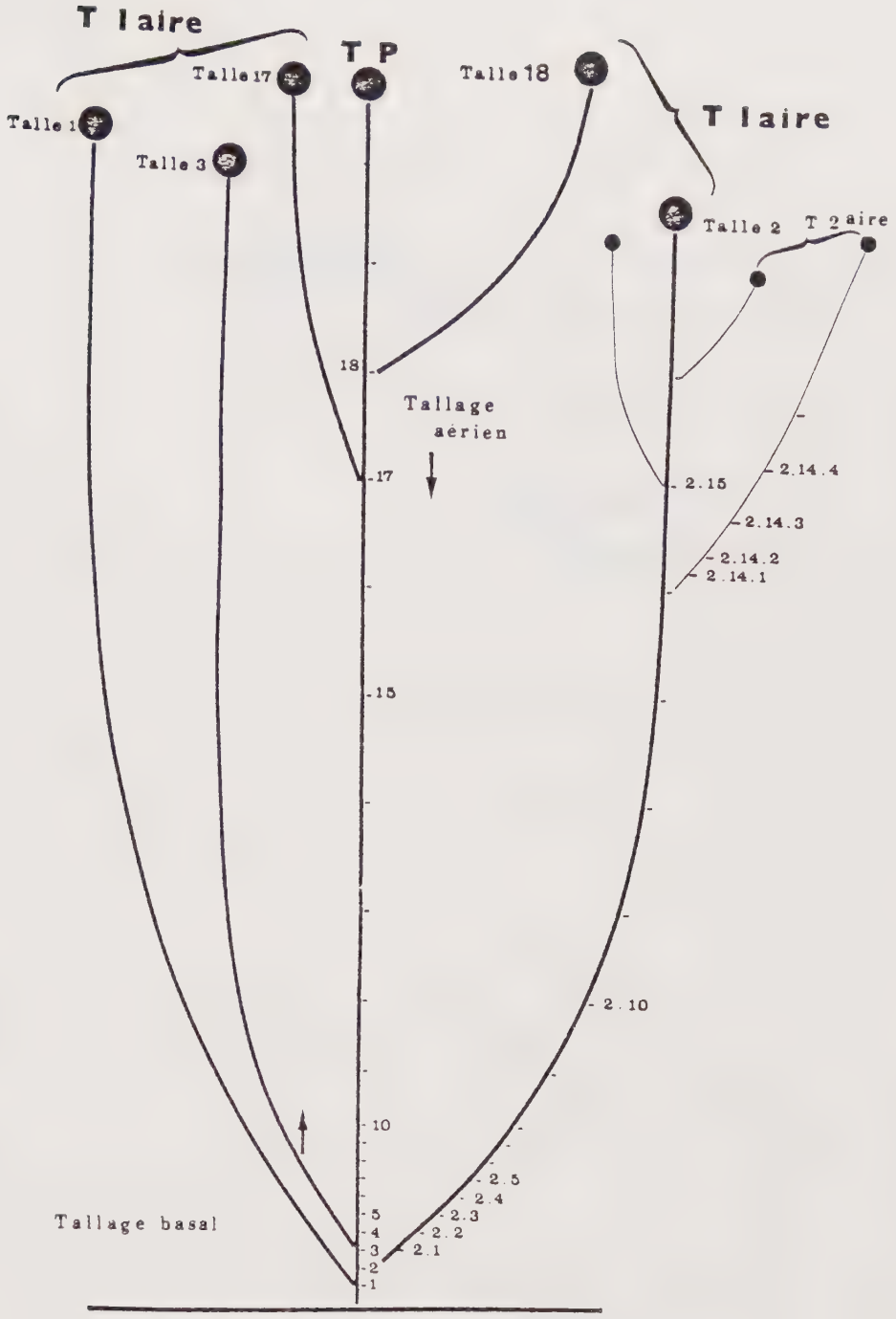


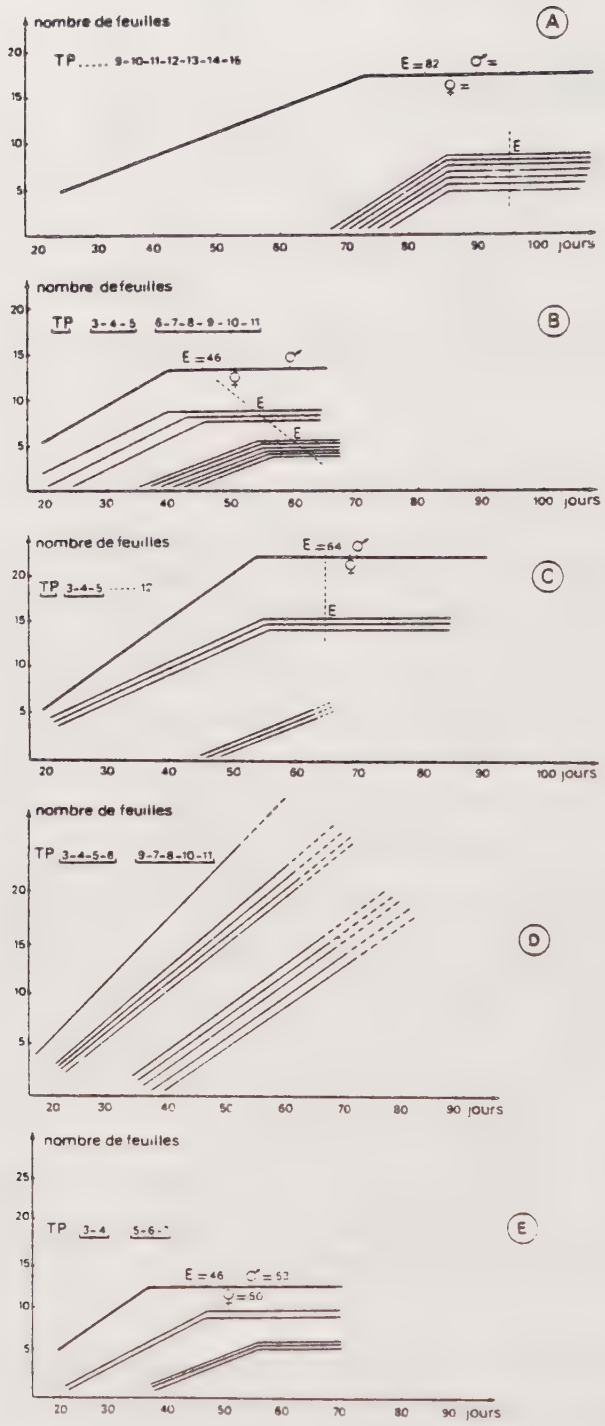
Figure 17. - Organisation schématique d'un pied de Mil.

TP = talle principale ; T^{1aire} = talle primaire prenant naissance à l'aisselle d'une feuille de la talle principale (Ex. : T_1, T_2, T_{18}).

T^{2aire} = talle secondaire prenant naissance à l'aisselle d'une feuille d'une talle primaire (Ex. T_{3-1}, T_{3-2},... T_{3-10}, T_{18-1}, T_{18-2}... T_{18-6}).

En règle générale, plus une talle démarre à un niveau élevé moins elle aura de feuilles avant l'apparition du drapeau.

Les talles basales, T_1, T_3, T_4... ont presque autant de feuilles que la talle principale. Les talles aériennes en ont très peu. Le tallage basal a lieu de façon précoce et se fait de façon ascendante ; le tallage aérien a lieu après émission de la chandelle de la tige qui porte ces talles et se fait en descendant



Figures 18 A, B, C, D, E. - Graphique de croissance et de tallage illustrant 5 situations caractéristiques : a) plante inductible. Niveau trophique insuffisant ($23D_2B_1$, Superserres en hiver) ; b) plante inductible. Niveau trophique suffisant (Ligui Phytotron 16 heures) ; c) plante non inductible puis inductible. Niveau trophique suffisant ($23D_2B_1$, Phytotron 16-9 heures) ; d) plante non inductible. Niveau trophique suffisant ($23D_2B_1$ Phytotron 16 heures) ; e) plante inductible. Niveau trophique suffisant (Ligui Phytotron 16-9 heures).

	Phytotron 16 heures 12 000 lx 32-27°C	Phytotron 16h puis 9h 12 000 lx 32-27°C	Superserre C 12 h 30 mn (hiver)
Ligui	E = 40	E = 46	E = 62
$23D_2B_1$	E = ∞	E = 64	E = 82
Ligui x $23D_2B_1$.	E = 83	E = 51	E = 61
$23D_2B_1$ x Ligui	E = 77	E = 52	E = 61

Tableau 6 : Nombre de jours pour atteindre l'épiaison.

	Phytotron 16 heures 12 000 lx 32-27°C	Phytotron 16h puis 9h 12 000 lx 32-27°C	Superserre C 12 h 30 mn (hiver)
Ligui	N = 13,5	N = 12,5	N = 8
$23D_2B_1$	N = ∞	N = 23	N = 17
Ligui x $23D_2B_1$..	N = 23	N = 20	N = 11
$23D_2B_1$ x Ligui..	N = 21	N = 18	N = 10

Tableau 7 : Nombre de noeuds (et de feuilles) à l'épiaison.

et une date d'épiaison propre à chaque vague de tallage. Le passage en 9 heures hâte leur épiaison et améliore la synchronisation des différentes talles. Ainsi, ces caractéristiques globales témoignent :

- de l'insensibilité photopériodique de Ligui,

- de la sensibilité de $23D_2B_1$.

- d'une situation intermédiaire des hybrides qui, bien que aptes à épier dans des conditions qui ne le permettent pas à $23D_2B_1$, montrent cependant une nette sensibilité photopériodique.

Dans ce qui va suivre, nous conviendrons de désigner par "système génique I" l'ensemble des gènes qui confèrent son insensibilité photopériodique à Ligui. Cette insensibilité se traduit dans les expériences précédentes par :

- Une quasi-constance de l'intervalle semis-épiaison quelle que soit la longueur du jour si l'intensité lumineuse est suffisante et la température stable.

- L'épiaison autonome de chaque talle quelle que soit la longueur du jour.

d) Les phases du développement chez le mil et description histologique de la transformation du méristème végétatif en méristème floral.

Avant d'aborder l'étude de l'hérédité du "système I"(insensibilité photopériodique) et celle du "système Pr" (précocité intrinsèque) nous avions besoin de définir avec précision les différentes étapes du cycle de développement de nos lignées $23D_2B_1$ et Ligui.

Des études de la physiologie de la floraison du Dactyle (graminée comme le mil) (Blondon 1968, 1977) entreprises au Phytotron à Gif-sur-Yvette nous ont aidés à définir un certain nombre de termes relatifs aux différentes phases du cycle de développement du mil.

Nous définissons ces phases de la manière suivante :

- Phase juvénile : C'est la phase pendant laquelle une plante sensible ou insensible à la longueur du jour ne fleurira pas quelles que soient les conditions extérieures, inductrices ou non de la floraison. Durant cette période, la plante a un méristème végétatif.

- Phase d'attente : Cette phase n'existe que pour une plante sensible à la longueur du jour qui est maintenue, au-delà de la phase juvénile dans des conditions de milieu non inductrices de la floraison (longueur du jour supérieure à la photopériode critique). Elle peut se poursuivre indéfiniment si les conditions d'induction ne sont pas réunies. Chez les plantes insensibles à la longueur du jour cette phase n'existe pas et l'induction florale a lieu dès la fin de la phase juvénile quelles que soient les conditions de longueur de jour.

- Phase de réalisation de la morphogenèse florale : Lorsque l'induction florale a lieu, le méristème passe de l'état végétatif à l'état floral. Cette transformation relativement très rapide (2-3 jours) est suivie d'une phase pendant laquelle les ébauches mises en place grandissent et finissent par donner les fleurs.Cette phase est appelée Tf (durée de la morphogenèse florale) et on la supposera décomposable en deux parties : l'une de transformation du méristème, l'autre de réalisation florale.

- Phase de floraison et maturation des graines : Dans le cas du Mil, l'apparition de la fleur ou plus exactement de l'inflorescence (chandelle = faux épi) est un stade facilement repérable et très important puisqu'il correspond à la méïose qui va conduire à la formation du pollen et des ovules. La chandelle sort de la gaine de la dernière feuille (drapeau) : c'est l'épiaison et quelques jours plus tard apparaissent les stigmates (floraison femelle). 3 à 4 jours plus tard apparaissent les étamines (floraison mâle). La fécondation a lieu et ensuite les ovules fécondés se transforment en graines dont la maturation est achevée au bout d'une trentaine de jours.

Ces différentes phases sont résumées sur le schéma de la figure 19. Ce schéma est valable pour une plante sensible à la longueur du jour (type $23D_2B_1$). Pour une plante insensible à la longueur du jour, comme nous venons de le voir, la phase d'attente n'existe pas et le passage du méristème de l'état végétatif à l'état floral n'est pas soumis à un contrôle photopériodique.

α) Mise en évidence de la phase juvénile, de la phase d'attente et de l'induction florale chez $23D_2B_1$. Comparaison avec Ligui

En photopériode 16h, $23D_2B_1$ reste végétatif ; en 9h il fleurit (cf. tableau 8). L'expérience consiste à cultiver $23D_2B_1$ en 16h pendant des périodes de durée croissante (5, 10, 15, 20, 25, 30 et 35 jours) puis à passer les plantes en 9h. Un témoin constamment en 9h a également été étudié. Pour chaque plante on note le délai d'épiaison $\overline{E}$ à partir du jour du semis. Cette alternance de jours non inductifs puis inductifs nous permet de déterminer indirectement la période pendant laquelle la plante ne peut percevoir le stimulus photopériodique : c'est la phase juvénile.

Le délai d'épiaison est compté ici à partir du jour de passage en photopériode inductive (9h).

Une expérience équivalente a été réalisée avec Ligui. (cf. tableau 9).

Deux types de courbes différents peuvent être obtenus selon que l'on est en présence d'une plante sensible à la longueur du jour comme $23D_2B_1$ ou insensible à la longueur du jour comme Ligui.

Pour une plante comme $23D_2B_1$, on remarque que pour des séjours en 16h inférieurs à 20 jours, la plante n'est pas apte à fleurir immédiatement quand on la transporte en jours courts de 9h (figure 20). Elle a besoin d'un certain délai pour terminer sa phase juvénile et celui-ci va en diminuant à mesure que l'on se rapproche de 20 jours en 16h. Au-delà de 20 jours en 16h, on note que la plante fleurit en un temps constant de 32 jours environ qui représente la durée de réalisation de la morphogenèse

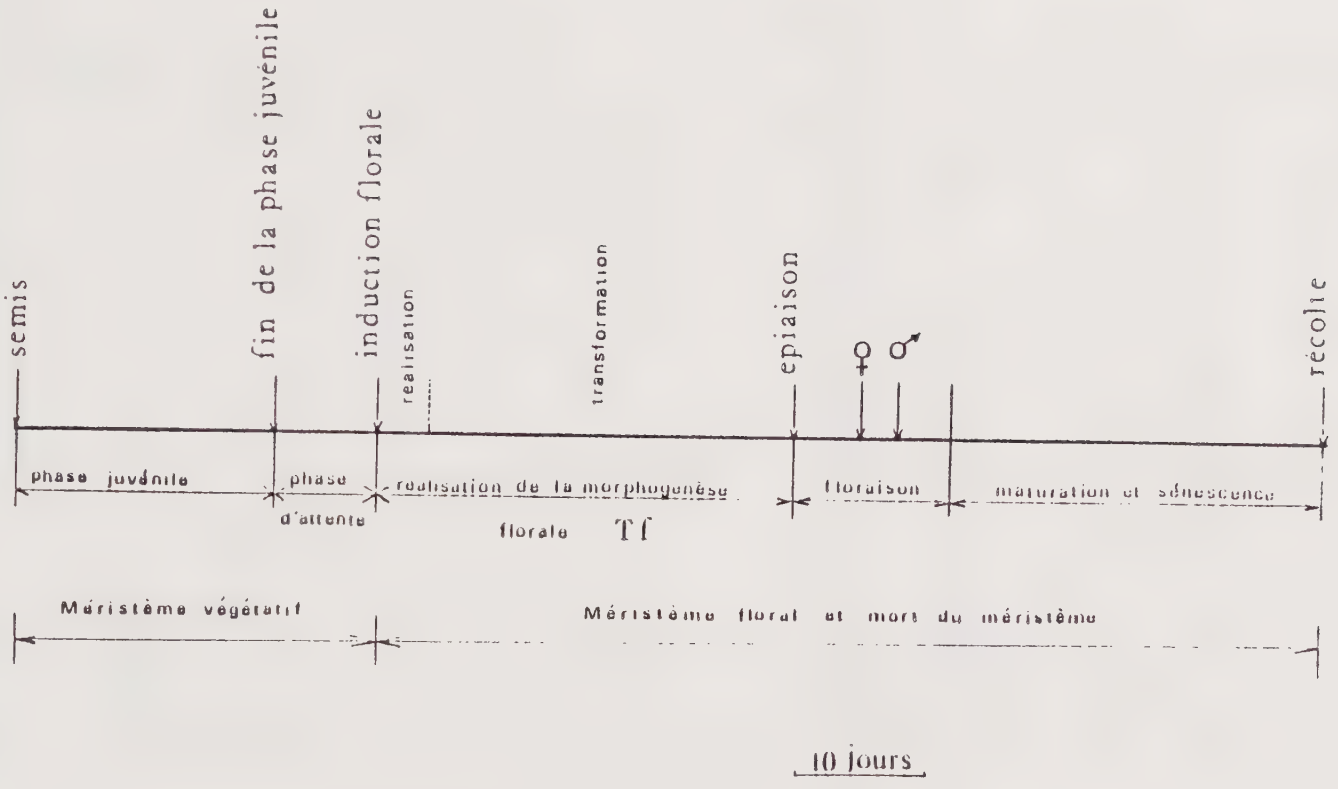


Figure 19. - Les différentes phases du cycle de développement du mil. (cas de la lignée $23D_2B_1$)

TABLEAU 8

Dates moyennes d'épiaison ($\overline{E}$ exprimé en nombre de jours après le semis) des cultivars Ligui, $23D_2B_1$ et de l'hybride F_1 (♀ $23D_2B_1$ x Ligui) en fonction de la longueur du jour (température : 32-27°C, humidité relative : 80%)

Longueur du jour... Cultivar	9 h	12 h	16 h	24 h
Ligui	46	40	40	49
$23D_2B_1$	70	65	-	-
$F_1(23D_2B_1$ x Ligui).	55	50	77	80

TABLEAU 9

Délai moyen d'épiaison de $23D_2B_1$ et Ligui en photopériode 9h après un séjour de durée croissante (x) en photopériode 16h.

x	23 D_2B_1		Ligui	
	$\overline{E}$	$y = \overline{E}-x$	$\overline{E}$	$y = \overline{E}-x$
0	70,00	70,00	46,00	46,00
5	53,50	48,50	45,00	40,00
10	52,00	42,00	42,50	32,50
15	51,50	36,50	41,00	26,00
20	53,60	33,60	41,00	21,00
25	56,00	31,00	40,50	15,50
30	62,33	32,33	40,50	10,50

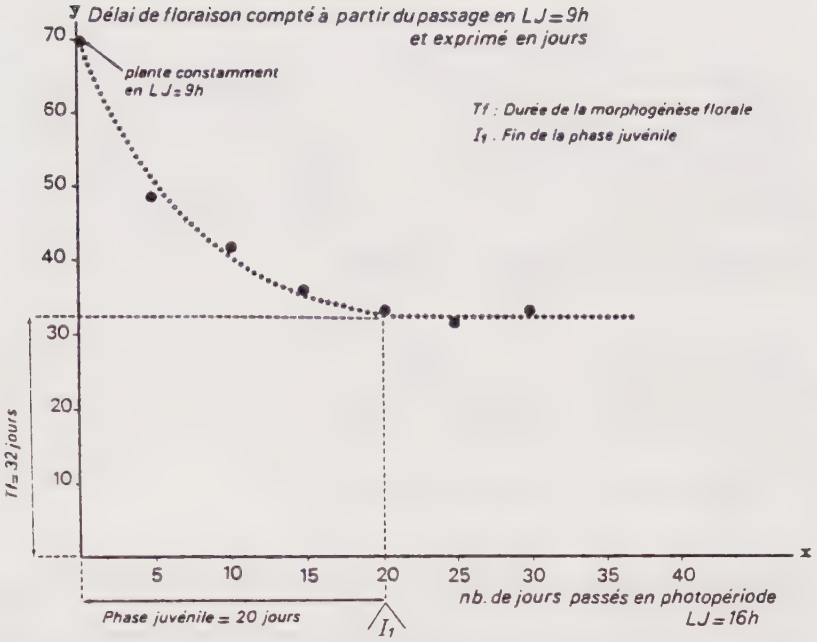


Figure 20 Courbe du délai d'épiaison en photopériode inductive (LJ = 9 h) après un séjour de durée croissante en photopériode non inductive (LJ = 16 h) d'un cultivar *sensible* à la longueur du jour (23 DB).

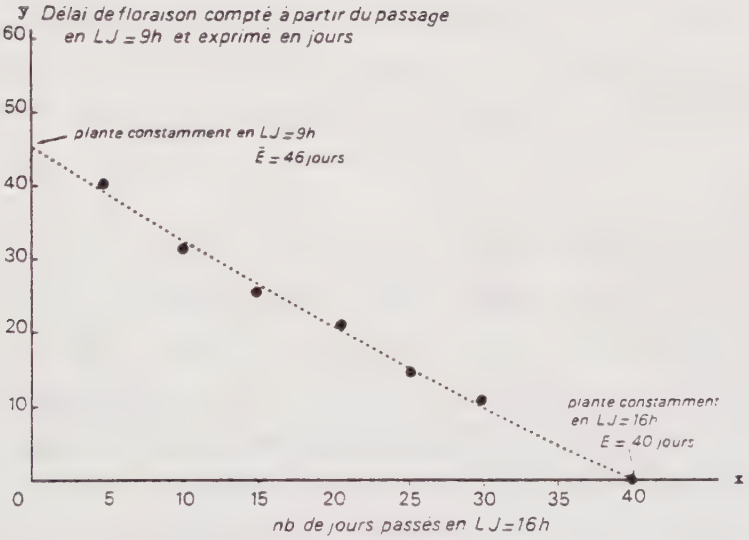


Figure 21 Courbe du délai d'épiaison en photopériode 9 h après un séjour de durée croissante en photopériode 16 h d'un *cultivar* insensible à la longueur du jour (*Ligui*)

florale en photopériode 9h. C'est Tf. La période de 20 jours pendant laquelle la plante est incapable d'être induite à fleurir en 9h représente la phase juvénile de $23D_2B_1$ en 16h. Le temps passé en 16h au-delà de 20 jours et pendant lequel la plante reste végétative bien que sa phase juvénile soit terminée est la phase d'attente.

Nous voyons donc que ce type d'expérience nous permet de mesurer les différents paramètres introduits précédemment (phase juvénile, durée de réalisation de la morphogenèse florale, phase d'attente) pour une plante sensible à la longueur du jour comme $23D_2B_1$.

Par contre, pour une plante comme Ligui qui est insensible à la longueur du jour, le même genre d'expérience donne des résultats du type de ceux représentés sur le graphique de la figure 21. Dans ce cas, la courbe obtenue ne présente pas de point anguleux et il n'est pas possible de mesurer la durée de la phase juvénile par cette méthode. L'analyse histologique de la transformation du méristème végétatif en méristème floral nous donne (cf. figure 22) quelques informations quant à la durée de cette phase juvénile chez Ligui ; sa durée n'excède pas 15 jours puisque le méristème commence à devenir floral à ce moment-là. La durée de la phase juvénile étant variable d'un génotype à l'autre, nous avons recherché s'il était possible de la mettre en relation avec un nombre de feuilles déterminé comme cela a été fait chez le riz (Vergara et Chang 1976). On peut en effet faire l'hypothèse d'une différence qualitative entre les feuilles mises en place avant la dormance de la graine et celles ébauchées après la reprise d'activité du méristème au moment de la germination. On sait (Nozeran 1978) qu'un méristème évolue dans le temps et que la nature des feuilles et bourgeons qu'il met en place varie avec l'âge de ce méristème. Dans cette optique, la phase juvénile pourrait correspondre à la période pendant laquelle la plante fonctionne avec des feuilles ébauchées dans l'embryon avant la dormance de la graine, la fin de la phase juvénile correspondant à l'entrée en activité des feuilles mises en place par le méristème après la germination. Pour cela, nous avons étudié des coupes de graines afin de compter le nombre d'ébauches foliaires contenues dans l'embryon (cf. figure 24). Pour divers génotypes possédant des phases juvéniles de longueur différente, il n'a pas été possible de montrer de

Figure 22. - Evolution du méristème du génotype Ligui en conditions de Phytotron (t°C = 27°C - L.J. = 14h.).

a	- 8 jours	(3 feuilles)	Méristème végétatif
b	- 15 jours	(6 feuilles)	Méristème végétatif → floral
c	- 18 jours	(7-8 feuilles)	Méristème floral
d	- 22 jours	(8-9 feuilles)	Méristème floral

50 μm

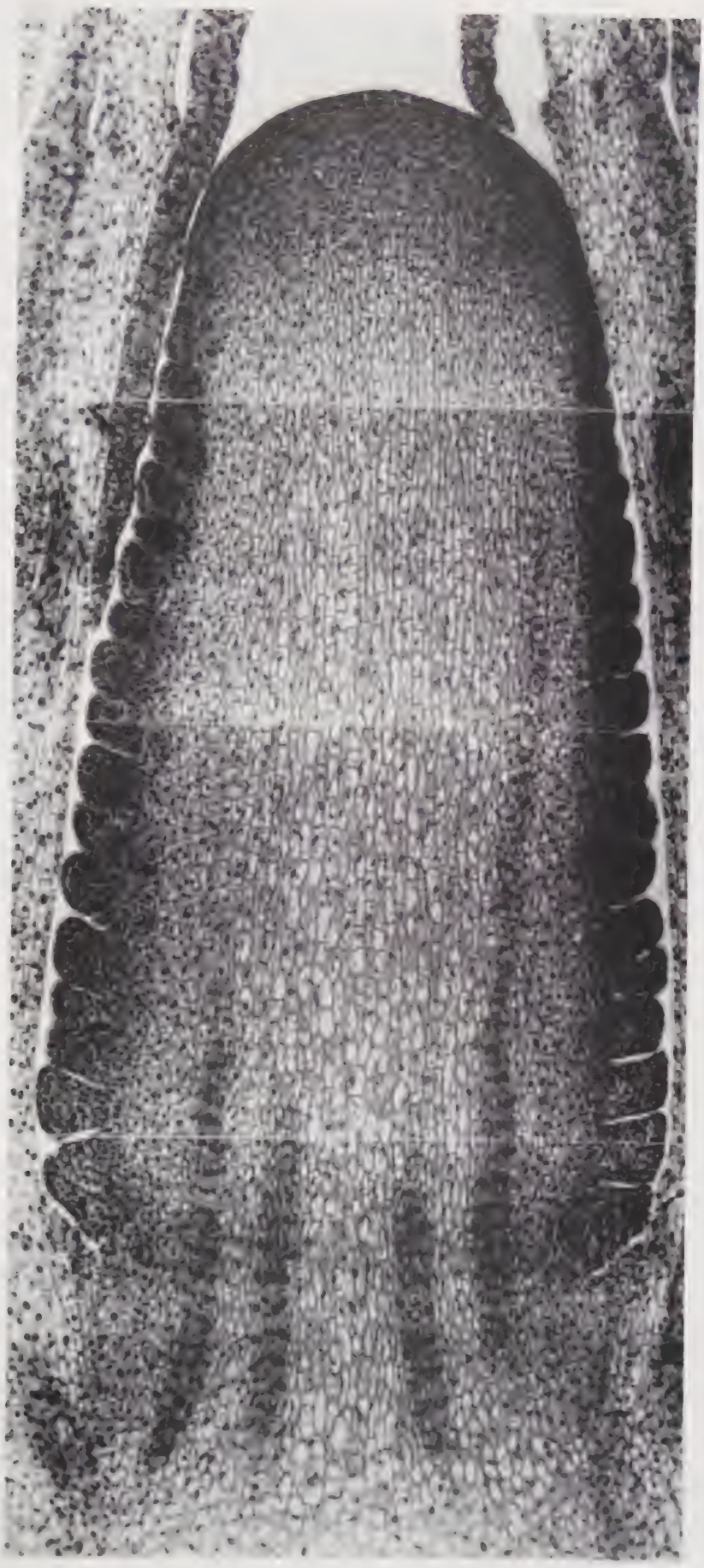
FIGURE 22

a) 8 jours.

b) 15 jours.

c) 18 jours.

FIGURE 22



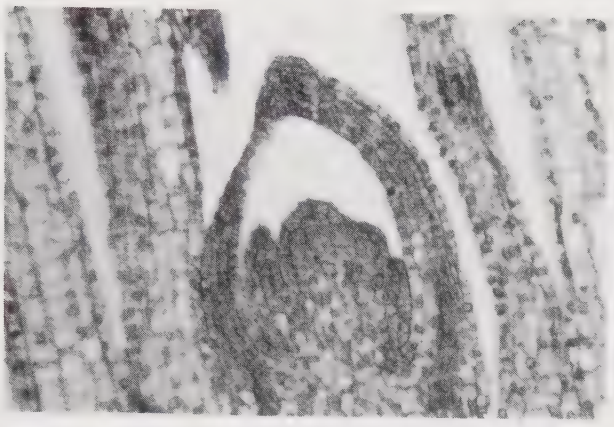
50 µm

d) 22 jours

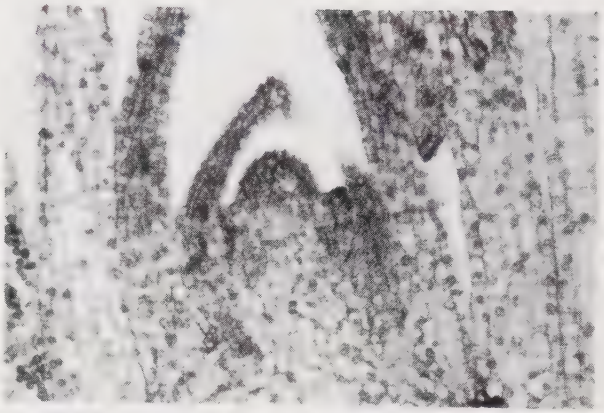
Figure 23. - Evolutiondu méristème du génotype $23D_2B_1$ en conditions de Phytotron (t°C = 27°C - L.J. = 9h.).

a	-	7 jours	(2 feuilles)	Méristème végétatif
b	-	10 jours	(3 feuilles)	Méristème végétatif
c	-	21 jours	(6 feuilles)	Méristème végétatif
d	-	39 jours	(9 feuilles)	Méristème végétatif
e	-	50 jours	(11 feuilles)	Méristème végétatif → floral
f	-	57 jours	(12 feuilles)	Méristème floral

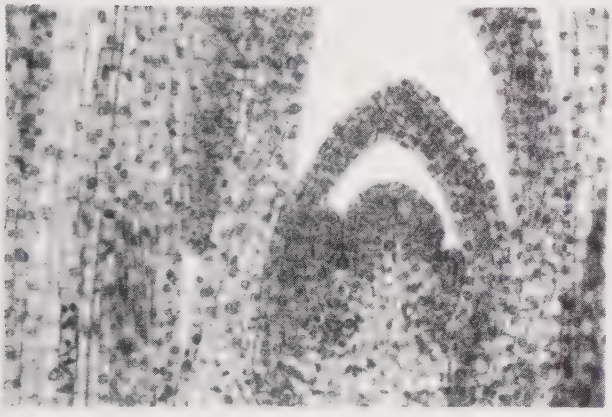
FIGURE 23



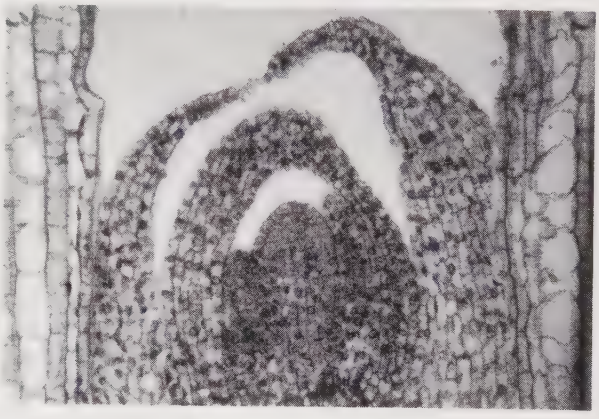
a) 7 jours.



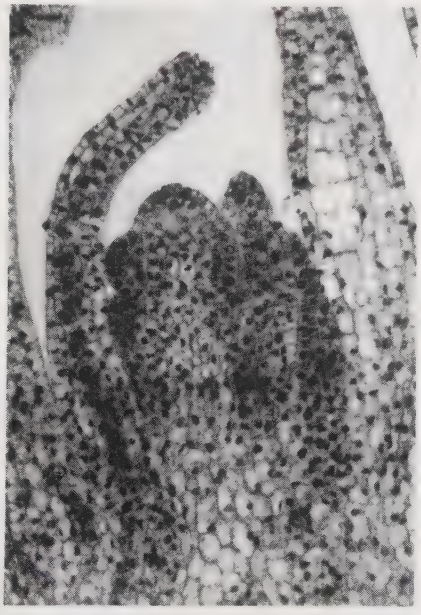
b) 10 jours.



c) 21 jours.

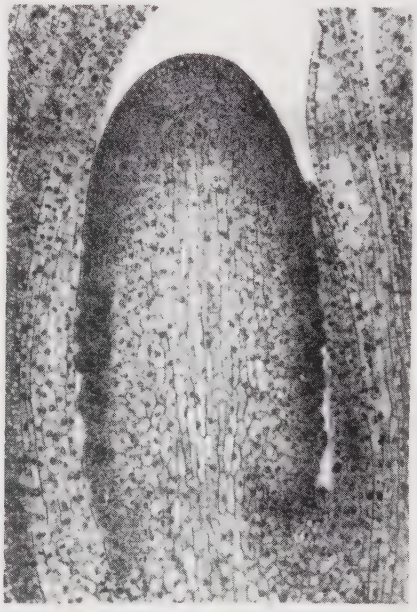


d) 39 jours.



e) 50 jours

50 µm



f) 57 jours.

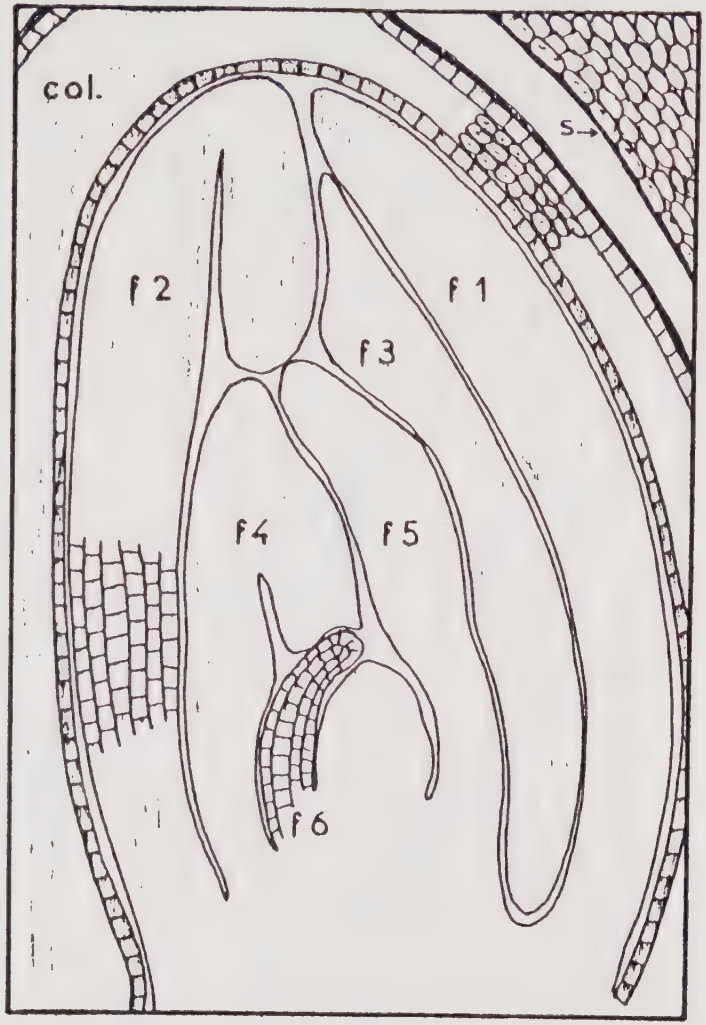
75 μm

FIGURE 24

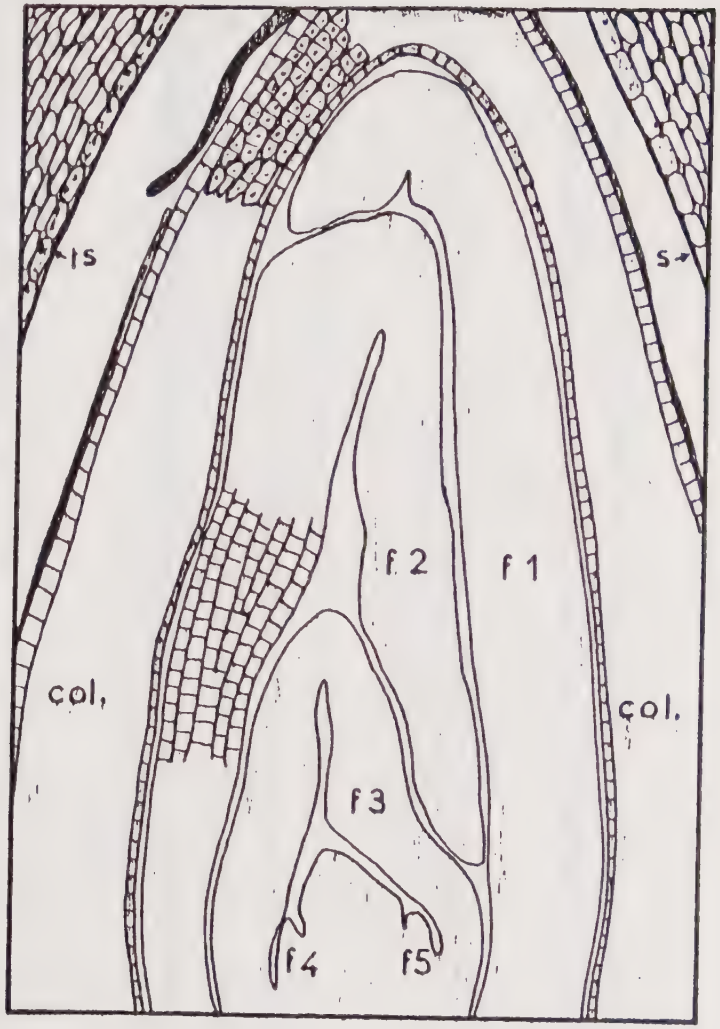
a) 23 D_2B_1

b) LIGUI

Figure 24. - (interprétation des 2 photographies précédentes). Coupes longitudinales d'embryons de graines de $23D_2B_1$ et Ligui destinées à compter le nombre de feuilles ébauchées par le méristème apical avant la dormance de la graine. (Col. = coleoptile ; S = scutellum ; ts = téguments séminaux ; f_1, f_2 ... = feuilles 1, feuille 2, ...).



a) $23D_2B_1$



b) Ligui

différence significative du nombre de feuilles ébauchées. Nous n'avons donc pas pu aller plus loin dans la vérification de cette hypothèse.

β) Nombre de cycles de jours courts nécessaires pour obtenir la floraison de $23D_2B_1$

Contrairement à certaines plantes comme le *Pharbitis nil* qui n'exigent qu'une seule nuit longue pour fleurir, les mils sensibles à la longueur du jour requièrent plusieurs nuits longues pour exprimer une floraison normale. C'est ce que nous avons voulu préciser par l'expérience dont les résultats sont mentionnés sur la figure 25.

Un lot de plantes de $23D_2B_1$ est cultivé en 16h pendant un temps supérieur à la durée de la phase juvénile (30 jours). Au bout de cette période, alors que toutes les plantes ont acquis l'aptitude à fleurir en jours courts, on transfère ces plantes en jours courts (9h). Après 1, 2 ou 3 nuits longues... des lots de plantes sont repassés en jours longs de 16h. On observe le comportement floral des plantes à la suite de ce traitement.

Une plante qui ne reçoit qu'une seule nuit longue (1NL) ne pourra pas exprimer une floraison normale au sens où nous l'entendons habituellement, mais nous constatons cependant que cette seule nuit longue va profondément perturber le fonctionnement du méristème. Cette perturbation sera réversible dans ce cas seulement : 1 mois environ après la nuit longue, au moment où la plante devrait fleurir si l'induction avait été suffisante, des feuilles anormales apparaissent. Ces feuilles sont plus petites que les feuilles habituelles, et elles présentent des anomalies morphologiques multiples :

- découpures centrales comme un coup de rasoir longitudinal dans la feuille ;

- indentations terminales ;

- nombre anormal de nervures (3 nervures au lieu d'une).

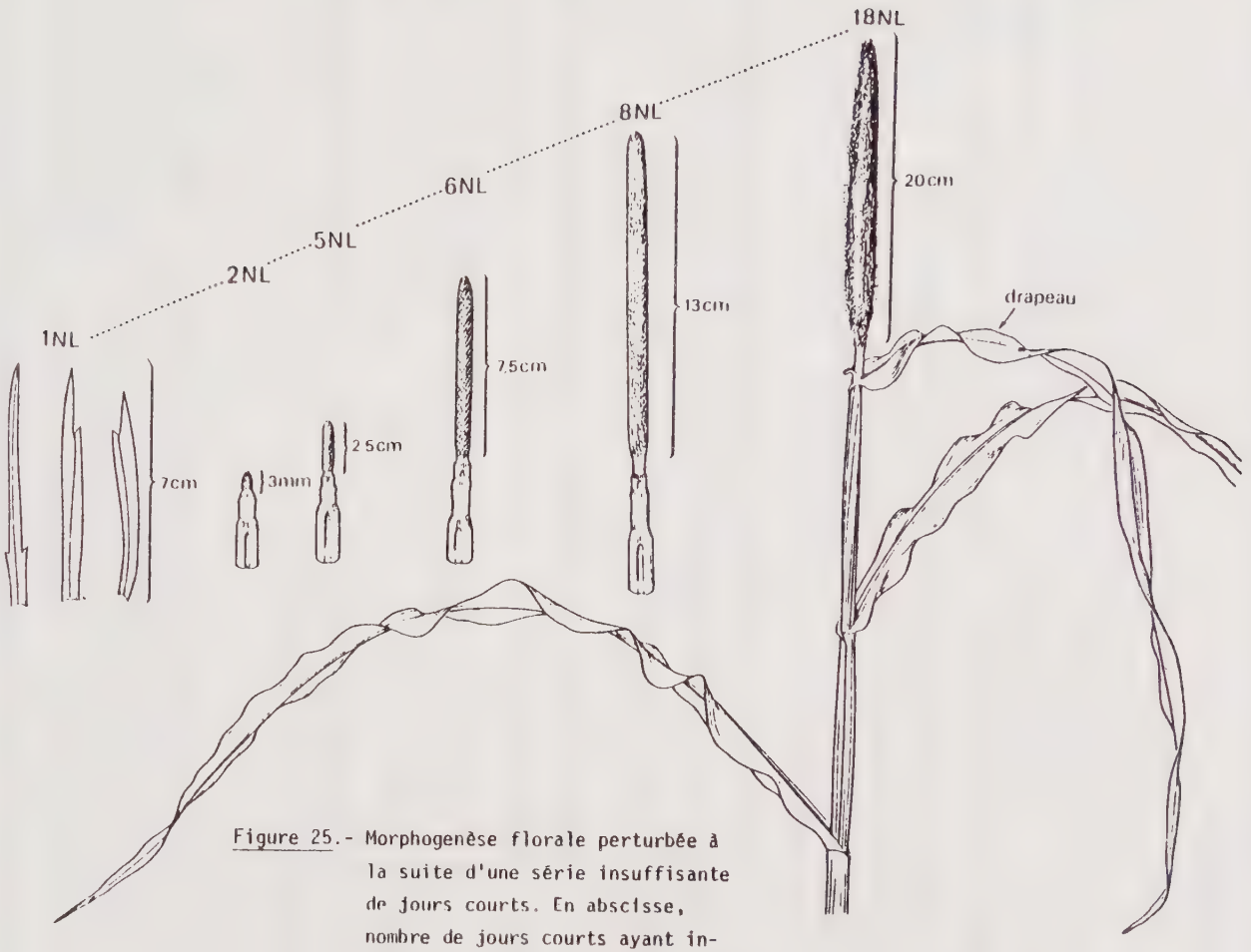


Figure 25.- Morphogenèse florale perturbée à la suite d'une série insuffisante de jours courts. En abscisse, nombre de jours courts ayant interrompu la culture en jours longs.

Ces perturbations sont passagères et de nouveau des feuilles normales apparaissent qui traduisent le retour à un fonctionnement normal du méristème.

Les plantes qui subissent de 2 nuits longues à 8 nuits longues voient leur méristème se transformer de façon irréversible en un méristème floral. Il n'y aura pas d'épiaison visible ; on obtient une ébauche de chandelle qui sera d'autant plus grande que le nombre de nuits longues sera plus grand. Dans tous ces cas on peut considérer qu'il y a eu "floraison" car la transformation du méristème a été irréversible mais le processus n'a pas été suffisamment entretenu pour aboutir à l'épiaison.

Au-delà de 8 nuits longues (9 nuits longues → 18 nuits longues) les plantes fleurissent normalement mais d'autant plus vite que le nombre de cycles de nuits longues est grand :

- avec 10 nuits longues on a floraison 40 jours après le début des nuits longues (Tf = 40) ;

- avec 15 nuits longues on a floraison 36 jours après le début des nuits longues (Tf = 36) ;

- avec 18 nuits longues on a floraison 32 jours après le début des nuits longues (Tf = 32).

Cette expérience nous permet de mettre en évidence que la transformation irréversible du méristème est acquise après 2 nuits longues, mais qu'un autre phénomène intervient ensuite qui nécessite lui aussi des nuits longues pour que la réalisation de la morphogenèse florale ait lieu. (Cette deuxième phase correspond à une transformation mémorisable car la floraison est obtenue également si l'on fractionne les nuits longues auxquelles la plante est soumise).

L'impact des nuits longues sur le fonctionnement du méristème semble donc se produire très rapidement (quelques heures) après le début des nuits longues. Le méristème produit alors des ébauches dont la forme devient très différente de celle des feuilles normales et dont la dimension est également

plus faible. Ces ébauches vont contribuer à la constitution des fleurs. L'induction florale semble se traduire au niveau du méristème par un changement brutal du rythme de mise en place des ébauches. Cet emballement pourrait être la conséquence d'un changement du rythme des divisions cellulaires. Dans un méristème végétatif, les divisions rapides, de l'ordre d'une division cellulaire par jour, n'ont lieu que dans une zone très localisée, que l'on pourrait assimiler à l'anneau initial ; au niveau de la cellule apicale elles seraient très rares, de l'ordre d'une division par an (Demarly, 1972). Au moment du changement de longueur de jour, on pourrait avoir une extension de la zone des divisions rapides à tout l'apex ce qui aboutirait à son auto-consommation : ce serait la floraison. Nous avons essayé sur le mil d'évaluer cet emballement du fonctionnement du méristème en comparant la phase végétative et la phase de transformation du méristème en fleur. Pour cela nous assimilerons chaque pièce florale à une ébauche équivalente à 1 feuille (chez $23D_2B_1$ chaque fleur contient 2 glumelles + 3 étamines + 1 stigmate = 6 ébauches mises en place par le méristème. Chaque épillet contient 2 fleurs, on a donc 12 ébauches par épillet). L'observation des points d'insertion des épillets sur le rachis de la chandelle permet de dénombrer 2 000 épillets sur une chandelle moyenne de $23D_2B_1$. Cela correspond à 24 000 ébauches qui sont mises en place en 3 jours environ (observations cytologiques effectuées sur des méristèmes en cours de transformation). Le même $23D_2B_1$ en phase végétative produit régulièrement 2 feuilles tous les 3 jours en 16h. On voit donc qu'entre la phase végétative et la phase d'initiation florale le rythme de mise en place des ébauches par le méristème est multiplié par 12 000 environ. Les ébauches mises en place en nombre considérablement plus grand sont corrélativement beaucoup plus petites. La zone apicale ne pouvant plus alimenter la zone des divisions, on assiste à une disparition du méristème par auto-consommation. En plus de ce changement de type quantitatif, les relations inter-cellulaires sont vraisemblablement profondément perturbées.

Après cette transformation très rapide et irréversible du méristème, la phase de divisions rapides est suivie d'une phase d'accroissement des cellules qui correspond à la réalisation de la morphogenèse florale. Elle aboutit à la formation de la chandelle.

III - ANALYSE GÉNÉTIQUE EN CONDITIONS DE PHYTOTRON (SALLE 12) DES F_1, F_2 ET BC ENTRE PLANTES FLORALES EN 16H ([F]) ET PLANTES NON-FLORALES ([f]).

a) Comportement des hybrides F_1 entre Ligui ([F]) et $23D_2B_1$ ([f]).

Les hybrides F_1 entre $23D_2B_1$ et Ligui (quel que soit le sens du croisement) fleurissent pour toutes les longueurs de jour utilisées mais ce résultat global recouvre une réalité plus complexe. En effet, la variation de la réponse florale est du type de celle de $23D_2B_1$ en jours courts de durée inférieure à 13h avec une longueur du cycle intermédiaire entre celle des parents (cf. figure 26). Par contre, en jours longs (durée supérieure à 13h) on observe une réponse florale stable comparable à celle de Ligui mais avec un délai de floraison nettement rallongé.

b) Analyse des croisements de retour (Back-cross = B.C.)

Une première étude faite sur un BC_1 (Yagoua, N.D., 1977) donnait des résultats tendant à démontrer que plus d'un gène était en jeu dans le contrôle de la sensibilité photopériodique. Malheureusement, cette expérience avait été faussée par suite du transfert des plantes de la salle 12 dans la salle H du Phytotron (même longueur de jour de 16h mais intensité lumineuse et température plus faibles au moment de l'expérience), à cause de la trop grande taille des plantes. Il est en effet très difficile de cultiver jusqu'à maturité complète dans la salle 12 des plantes F_1 ou BC_1 qui n'ont pas fixé le gène de nanisme (d_2d_2) car elles mesurent plus de 2m de hauteur ce qui est incompatible avec la hauteur disponible jusqu'au plafond lumineux.

Nous avons donc préféré attendre, pour refaire cette analyse, d'avoir amené notre matériel à un niveau de rétrocroisement plus avancé (BC_4 ou BC_5) où l'on aurait des chances d'avoir fixé le gène de d_2 et où le contexte génétique global (back-ground) serait fortement enrichi en gènes de $23D_2B_1$.

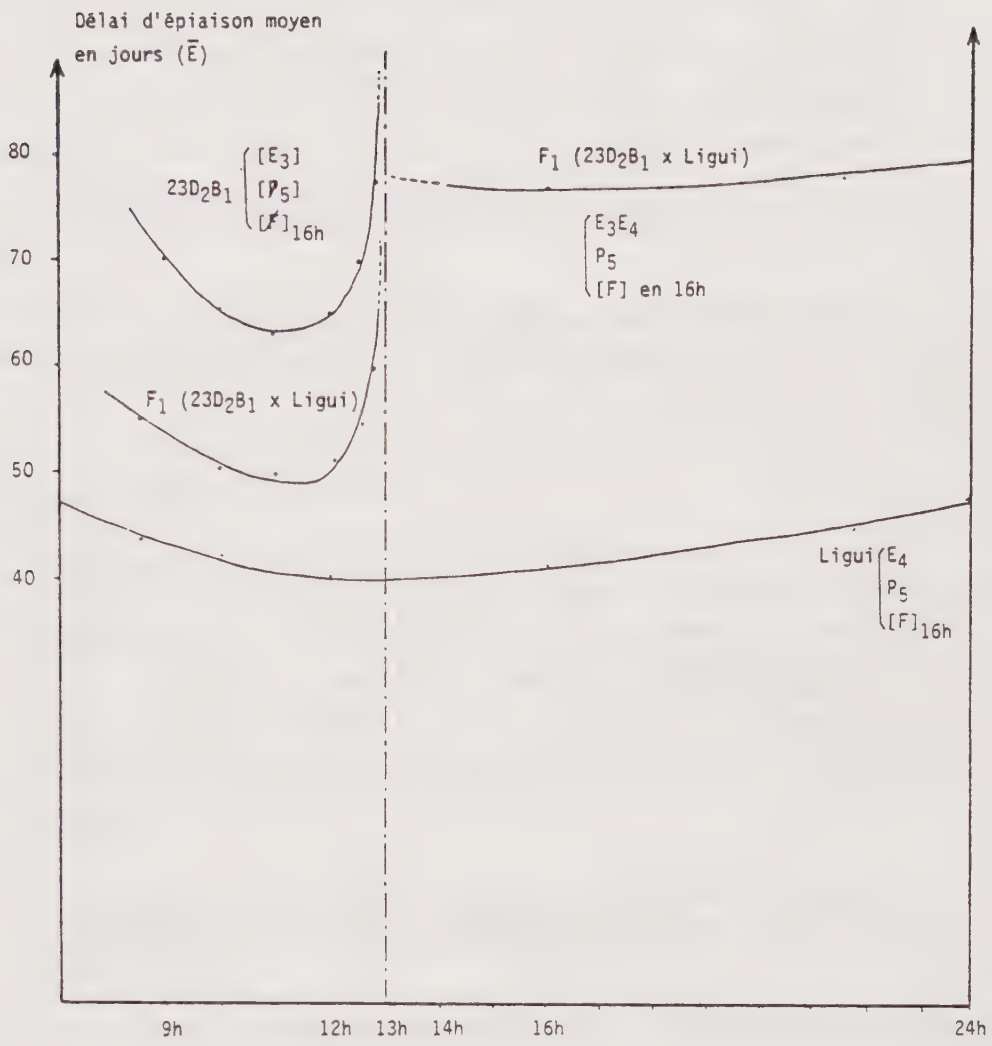


Figure 26.- Délai de floraison en fonction de la longueur du jour des lignées $23D_2B_1$ et Ligui et de leur hybride F_1 ($23D_2B_1$ x Ligui) en salle 12 du Phytotron (t°C 32°C - 27°C synchronisée sur un jour de 9h - Humidité relative 80%).

	Génotypes	Phénotypes
Ligui	I I	$[F]_{16h}$ = floral en 16h
$23D_2B_1$	i i	$[\bar{F}]_{16h}$ = non floral en 16h
F_1	I i	$[F]_{16h}$ = floral en 16h
BCi = (♀ $23D_2B_1$ x BC_{i-1} [F])	1/2 Ii ; 1/2 ii	1/2$[F]_{16h}$; 1/2 $[\bar{F}]_{16h}$
F_2	1/4II ; 1/2Ii ; 1/4ii	3/4 $[F]_{16h}$; 1/4 $[\bar{F}]_{16h}$

Tableau 10 : Modèle théorique pour l'hérédité du comportement floral des génotypes Ligui et 23 D_2B_1; (Hypothèse 1 locus, 2 allèles).

	[F]	[$\bar{F}$]	Total
Effectifs observés	39	32	71
Effectifs théoriques (hypothèse 1 gène) 1/2[F] ; 1/2[$\bar{F}$]	35,5	35,5	71

Tableau 11 a : Résultats de l'analyse du comportement photopériodique d'un BC_4=(♀ $23D_2B_1$ x $BC_3[F]_{16h}$)

	[F]	[$\bar{F}$]	Total
Effectifs observés	156	43	199
Effectifs théoriques hypothèse 1 gène 3/4[F] ; 1/4 [$\bar{F}$]	149,25	39,75	199

Tableau 11 b : Résultats de l'analyse du comportement photopériodique d'une génération F_2.

Le tableau 11a donne les résultats d'une telle expérience réalisée sur 71 plantes BC_4 provenant du croisement d'une plante BC_3 [F] prise comme mâle par $23D_2B_1$ femelle. Le résultat obtenu n'est pas incompatible avec l'hypothèse du contrôle par un locus à 2 allèles (cf. tableau 10.).

c) Analyse de la génération F_2

Comme nous l'avons déjà discuté dans le paragraphe "matériel et méthodes", la génération F_2 obtenue par autofécondation d'une F_1 représente un lot de graines plus fiable qu'un BC mais en contrepartie, la vérification des proportions théoriques attendues nécessite l'observation d'un nombre plus important d'individus.

Les résultats d'une telle étude faite sur 199 individus sont donnés dans le tableau 11b ; ils confirment ceux obtenus précédemment sur une génération BC_4 et semblent être en accord avec les résultats obtenus en champ au Sénégal sur le même matériel BC_4 et F_2 (Yagoua N.D. 1979) lors d'expériences de semis échelonnés (essais réalisés à la station agronomique de Bambey - Sénégal).

d) Difficultés de lecture du comportement floral en Phytotron

Les résultats précédents soulignent les difficultés rencontrées pour réaliser la lecture claire d'une hérédité mendélienne classique sur un caractère tel que le comportement floral chez le mil. (cf. Legay-Lefebvre D. 1982 - en préparation). En effet, en plus du problème lié à la taille élevée des plantes, il faut signaler la difficulté d'obtenir en conditions de Phytotron une période suffisamment longue au cours de laquelle aucune interruption accidentelle de l'éclairage ne vienne modifier le comportement de nos témoins $23D_2B_1$ [F]16h. Toutes ces remarques nous ont conduits à essayer de définir les limites de validité de nos expériences en fonction des contraintes et aléas techniques de la culture en Phytotron.

1. Une première remarque qui a pu être faite à la suite d'une panne du système d'éclairage (Legay-Lefebvre, 1982) porte sur le comportement du

génotype $23D_2B_1$ en longueur du jour = 24h. Par rapport à toutes les autres conditions expérimentées (9h - 12h - 16h), celle-ci a la particularité de ne pas présenter d'alternance jour-nuit. En cas de panne d'éclairage, même très brève, de l'ordre de quelques minutes, les plantes inductibles se mettent à fleurir. Elles manifestent ce que l'on pourrait appeler une "hypersensibilité" vis-à-vis des conditions environnementales puisqu'une seule nuit très brève suffit à les faire fleurir alors que des plantes qui poussent en longueur du jour = 16h nécessitent comme nous l'avons montré 9 ou 10 nuits longues pour être induites.

2. Une des conséquences du comportement précédent est la suivante ; on sait que $23D_2B_1$ en 16h est non-floral. Si ce génotype est cultivé en jours continus pendant un certain temps et que l'on passe les plantes en 16h au bout d'un temps supérieur à la durée de la phase juvénile, $23D_2B_1$ fleurit. On remarquera que ce comportement s'inscrit bien dans le cadre du modèle théorique de la stabilité structurelle de Thom (1972) et que nous avons déjà discuté (Belliard et Pernès, 1977). Il correspond à une des particularités que présente la courbe en pli (cusp) qui semble la plus adaptée au comportement floral du mil et pour laquelle on constate qu'il existe un phénomène d'hystérésis dans le comportement ; pour une même valeur des paramètres de contrôle (longueur du jour 16h et intensité lumineuse 12 000 lux), le comportement d'une plante sera différent selon la zone de l'espace de contrôle d'où viendra l'individu.

e) Conclusion

Le Phytotron nous a permis de réaliser des expériences qu'il aurait été impossible de faire en champ. En effet, par définition, un essai en champ à une latitude donnée sera soumis à la variation naturelle des longueurs de jour en ce lieu. Le Phytotron, en nous permettant de faire varier la longueur du jour tout en gardant inchangés les autres facteurs du milieu (température - intensité lumineuse), nous a permis de faire varier la longueur du jour sans subir les autres variations inhérentes au climat que sont la diminution de la température et de l'ensoleillement en automne et en hiver. Comme Burton l'a fait pour Tif 23A, nous avons pu montrer que

$23D_2B_1$ n'est pas une plante insensible mais que dans certaines conditions de milieu, ce génotype présente un seuil aux environs de 13h et que ce seuil dépend lui-même de l'intensité lumineuse et de la thermopériode.

Un autre résultat important acquis grâce au Phytotron est l'obtention d'une meilleure image du comportement d'un génotype non en ségrégation (lignée ou F_1). En étudiant ce même génotype sous différentes longueurs de jour, nous obtenons une courbe qui le caractérise bien mieux qu'un résultat ponctuel difficilement interprétable.

L'expérience de semis échelonnés réalisée en superserre sur une année complète montre que les plantes ne "lisent" pas seulement la longueur du jour à un moment donné, mais intègrent dans leur réponse florale la dynamique du changement de la longueur du jour (variation de la longueur du jour), ce qui pourrait expliquer le comportement un peu surprenant au premier abord de $23D_2B_1$ et Sanio pour un semis réalisé au mois de juillet (13.VII).

D'autres facteurs que nous n'avons pas étudiés mais qui jouent certainement un rôle très important résident dans l'étude des effets d'aube et de crépuscule que l'on connaît bien dans la nature. Le jour se lève et décline selon un rythme assez lent et la composition du spectre de la lumière varie par rapport à ce que la plante reçoit en plein jour. Cet aspect a été étudié par Holmes, M.G. et Smith, H. (1977) qui ont montré que les variations dans les proportions des radiations rouge clair et rouge sombre, caractéristiques de l'aube et du crépuscule, pourraient être mises en relation avec le rôle joué par le phytochrome dans les phénomènes photopériodiques. Par contre, dans les conditions du Phytotron, "le jour se lève" et "la nuit tombe" de façon instantanée et sans qu'il y ait de modification de la qualité de l'éclairement.

Malgré des conditions qui pourraient paraître très artificielles par rapport à ce que la plante vit au champ, nous avons pu mener à bien des expériences qui nous ont permis de réaliser des sélections particulières soit pour la précocité intrinsèque en longueur du jour : 9h, soit pour une insensibilité photopériodique et une aptitude à fleurir en jours longs de 16h.

Ces programmes de sélection ont été conduits en partant des génotypes $23D_2B_1$ et Ligui afin d'obtenir des lignées isogéniques $23D_2B_1$ [Pr] et $23D_2B_1$ [F] qui sont des lignées ayant acquis respectivement la précocité [Pr] de Ligui ou son aptitude à fleurir [F] en jours longs. L'obtention de lignées isogéniques Ligui [P/r] et Ligui [F] a été initiée mais a dû être abandonnée faute de temps et de place au Phytotron. Enfin, la possibilité de maintenir à volonté des plantes au stade végétatif et d'induire leur floraison à un moment précis constitue un système expérimental précieux pour réaliser une approche du phénomène floral chez le mil qui fasse intervenir les méthodes modernes de la biologie moléculaire.

C - ETUDE DE L'INTEGRATION DU SYSTEME GENIQUE I DANS LE GENOME NUCLEAIRE PAR LA FABRICATION DE LIGNEES ISOGENIQUES

L'ensemble des descriptions précédentes montre la nécessité de définir une situation expérimentale claire pour apprécier sans ambiguïté le fonctionnement du système d'insensibilité I de Ligui dans un contexte génétique fortement enrichi en gènes de $23D_2B_1$. Nous avons vu également qu'il était indispensable de prendre en compte simultanément la caractéristique Précocité intrinsèque d'un génotype pour comprendre l'ensemble des processus qui conduisent au contrôle du cycle de développement de ce génotype dans un milieu déterminé.

Toutes ces considérations nous ont conduits à entamer un processus de sélection de lignées isogéniques de $23D_2B_1$ dans deux conditions de Phytotron (cf. figure 27). Nous avons utilisé pour cela la méthode des back-crosses :

- d'une part en longueur de jour 9h afin d'obtenir des plantes précoces [P_r] alors que le parent $23D_2B_1$ de départ est tardif [$\not{P}_r$] dans ces conditions par rapport à Ligui. Pour ce faire, nous avons choisi à chaque génération BCi la plante la plus précoce qui a servi de pollinisateur pour $23D_2B_1$;

- d'autre part en longueur de jour 16h afin d'obtenir des plantes florales [F] alors que le parent $23D_2B_1$ est [$\not{F}$] dans ces conditions. Nous avons choisi à chaque génération de BC une plante de phénotype [F] dont la précocité soit moyenne par rapport à l'ensemble de la famille back-cross. Cette plante a servi de pollinisateur pour $23D_2B_1$ si bien que dans cette voie de sélection comme dans la précédente, le matériel obtenu a toujours possédé le cytoplasme de $23D_2B_1$ (c'est-à-dire le cytoplasme mâle fertile B_1).

Figure 27

SCHEMA DE LA DEMARCHE EXPERIMENTALE

Matériel végétal de départ

Phase de transition et de sélection de plantes ayant acquis l'aptitude à fleurir en J.L. ou la précocité intrinsèque en conditions inductrices.

Obtention de lignées isogéniques

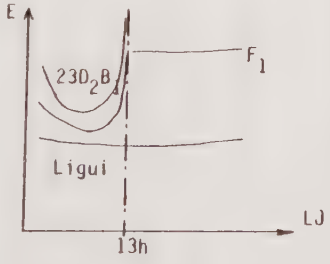
- Ligui [F] [Pr]
- $23D_2B_1$ [F] [Pr]
- F_1 ($23D_2B_1$ x Ligui)

9h — [Pr] ---- familles A, B, C, D.

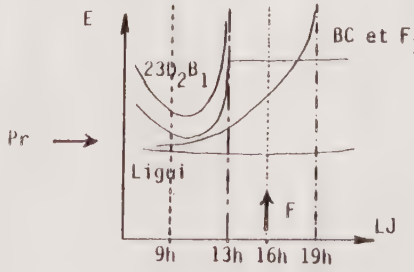
5 générations de back-crosses + 3 ou 4 générations d'A.F.

16h — [F] ---- familles E, F, G, H.

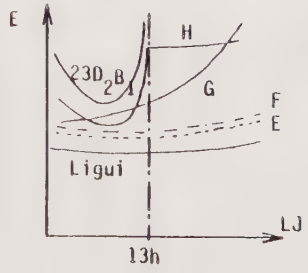
familles homogènes (lignées ou hybrides F_1) testées dans l'ensemble des conditions disponibles. (LJ = 9h, 12h, 16h, 24h)



Sélection "aveugle" pour laquelle chaque plante est jugée sur son comportement dans l'une ou l'autre des conditions 16h ou 9h, mais pas sur l'ensemble des conditions disponibles.



Lignées isogéniques fixées pour la majorité des caractères et que l'on peut tester sur l'ensemble des conditions de L.J.



Cinq générations de back-crosses ont été réalisées dans chaque condition (9h ou 16h), puis a suivi une phase de fixation du matériel par 3 ou 4 générations d'autofécondation (AF).

A ce niveau de l'expérimentation, il faut noter que la sélection, aussi bien en 16h qu'en 9h, se faisait "en aveugle", car les plantes choisies à chaque niveau de BC correspondaient à des génotypes uniques provenant de familles en ségrégation. Il n'était donc pas possible de connaître leur comportement dans différentes longueurs de jour comme nous avions pu le faire pour des familles homogènes (lignées ou hybrides F_1). C'est seulement à l'issue de tout le cycle de sélection et fixation qu'il devient possible de savoir, comme nous l'avons fait pour les parents de départ Ligui et $23D_2B_1$, si l'on a bien pu retenir des plantes ayant acquis une insensibilité comparable à celle de Ligui.

I - LES ÉTAPES DE LA PRÉPARATION DU MATÉRIEL VÉGÉTAL.

a) Sélection de lignées isogéniques $23D_2B_1$ [Pr]

① Suivi de l'évolution d'un certain nombre de marqueurs quantitatifs et qualitatifs au cours de la réalisation des ≠ BC.

Dans l'hypothèse où le système génétique gouvernant la précocité serait polygénique, et afin de pouvoir sélectionner un tel système, nous avons exercé à chaque génération de rétrocroisement une pression de sélection relativement importante en ne gardant qu'une seule plante, la plus précoce, sur 200 ou 300 plantes mises en culture (à chaque génération on resème toutes les graines obtenues sur une chandelle de $23D_2B_1$ pollinisée abondamment 3 jours de suite par le pollen de la plante la plus précoce du back-cross précédent). Si des graines d'autofécondation sont en mélange (1-2%) elles donneront forcément des plantes tardives comme $23D_2B_1$ donc facilement éliminées. Cette pression de sélection permet en théorie au risque de 5% de sélectionner un système génique comprenant jusqu'à 6 ou 7 loci indépendants. ($(1-p)^N \leqslant 0,05$ où p est la probabilité de regrouper tous les gènes dans un même individu et N le nombre d'individus à observer pour

avoir 95% de chances d'observer l'événement E (tous les gènes regroupés dans le même individu) de probabilité p).

Le tableau 12 donne la généalogie simplifiée des croisements effectués, (on trouvera en Annexe 1 la généalogie complète et détaillée avec les numéros de codes des diverses générations de back-crosses) avec pour chaque génération l'indication de la précocité de la plante sélectionnée ainsi que son profil enzymatique (estérases et péroxydases cathodiques).

Le tableau 13 montre qu'à chaque génération, il a été possible de sélectionner des plantes dont la précocité intrinsèque soit comparable à celle de Ligui (II) [Pr].

Ce tableau montre donc qu'il est possible de transférer la précocité du parent Ligui à des plantes BC_5 qui sont en théorie isogéniques à 98,44% du parent $23D_2B_1$ (ii)[Pr].

Dans quelle mesure peut-on dire que les plantes obtenues ressemblent encore à $23D_2B_1$, c'est ce que nous allons nous attacher à préciser par la suite aussi bien au niveau des marqueurs enzymatiques étudiés que de tous les autres marqueurs morphologiques analysés.

Les analyses mendéliennes de l'hérédité des profils électrophorétiques (Sandmeier et al, 1981) ont montré que le système estérase dépendait d'un locus et que le système péroxydase dépendait de 2 loci complémentaires indépendants. Les résultats de cette étude sont résumés sur le tableau 14 et la figure 28 pour l'analyse de $23D_2B_1$ et Ligui.

Le zymogramme des plantes sélectionnées à chaque niveau de back-cross a toujours été du type hybride c'est-à-dire qu'à chaque génération les allèles E_4 et $P_5P'_5$ du parent Ligui ont été conservés. Cette constance dans la conservation des allèles Ligui nous a intrigués, et à partir du BC_4 nous avons testé les 16 premières plantes les plus précoces. Si le fait de conserver les allèles Ligui pour la plante la plus précoce (cf. tableau 15) semble dû à un effet relativement aléatoire, il n'en reste pas moins qu'au niveau BC_4 et BC_5, l'analyse des ségrégations a montré dans la pluplart des cas une distorsion par rapport aux fréquences attendues en l'absence de sélection pour la précocité.

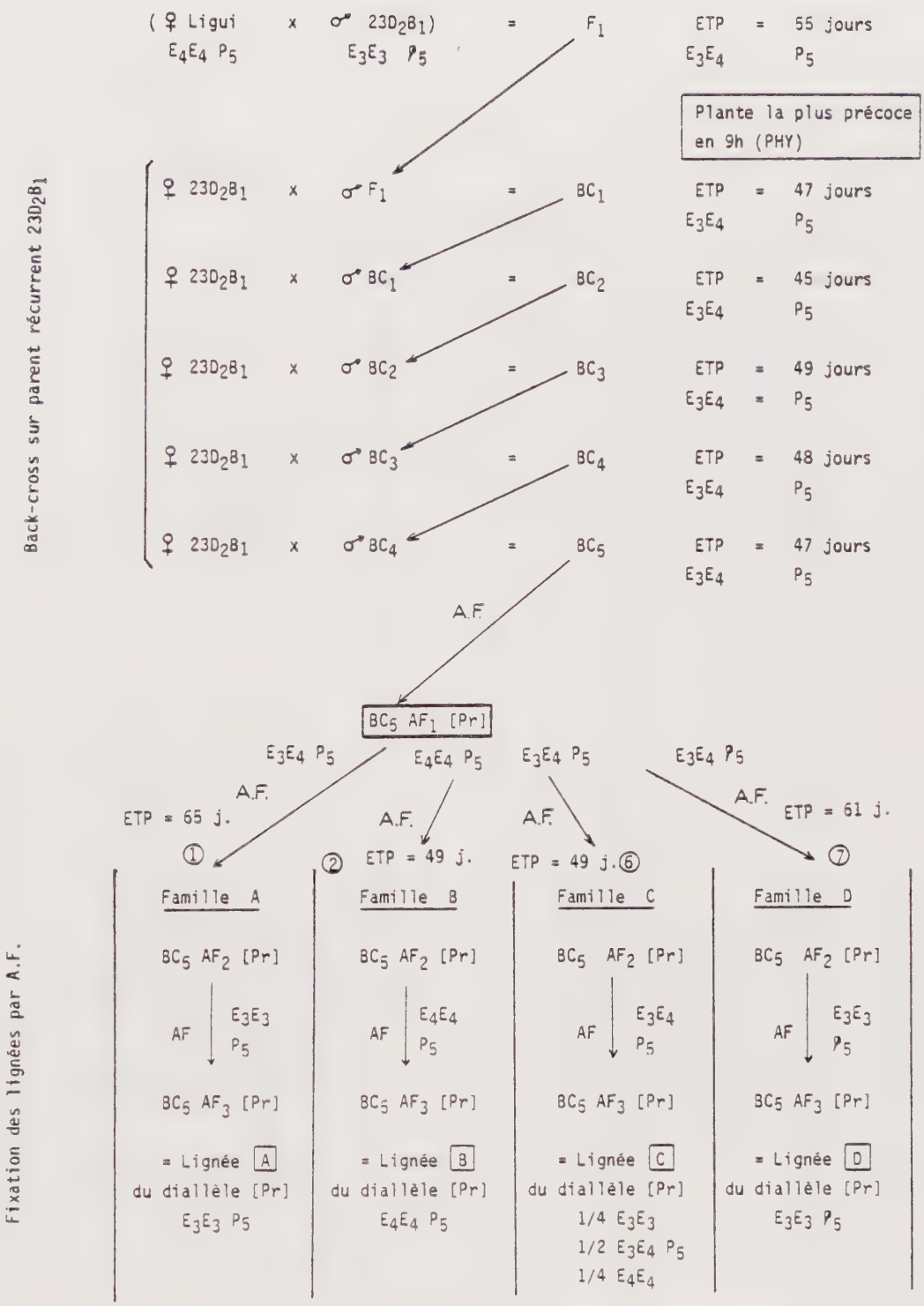
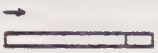


Tableau 12 : Généalogie de la sélection pour des familles de plantes précoces en 9h ($23D_2B_1$[Pr]).

Niveau de B.C.	BC_1	BC_2	BC_3	BC_4	BC_5	$\bar{E}$ en Longueur de Jour 9h		
						Ligui	$23D_2B_1$	F_1
Pourcentage théorique du génome de $23D_2B_1$	3/4 $23D_2B_1$	7/8 $23D_2B_1$	15/16 $23D_2B_1$	31/32 $23D_2B_1$	63/64 $23D_2B_1$	0%	100%	50%
E.T.P. de la plante la plus précoce en LJ = 9h	47 jours	45 jours	49 jours	48 jours	47 jours	46	70	55

Tableau 13 : Précocité de la plante la plus précoce à chaque génération de back-cross (1 à 5) pour la sélection en longueur de jour = 9heures pour la précocité intrinsèque.

Estérases

Parent ou croisement étudié	Génotype	Phénotype
$23D_2B_1$	E_3E_3	 1 bande basse [E_3]
LIGUI	E_4E_4	1 bande haute [E_4]
F_1	E_3E_4	3 bandes [E_3, E_3E_4, E_4]
F_2	1/4 E_3E_3 ; 1/2 E_3E_4 1/4 E_4E_4	1/4 ≡ $23D_2B_1$ 1/4 ≡ Ligui 1/2 ≡ F_1
BC_i sur $23D_2B_1$	1/2 E_3E_4 ; 1/2 E_3E_3	1/2 ≡ F_1 1/2 ≡ $23D_2B_1$

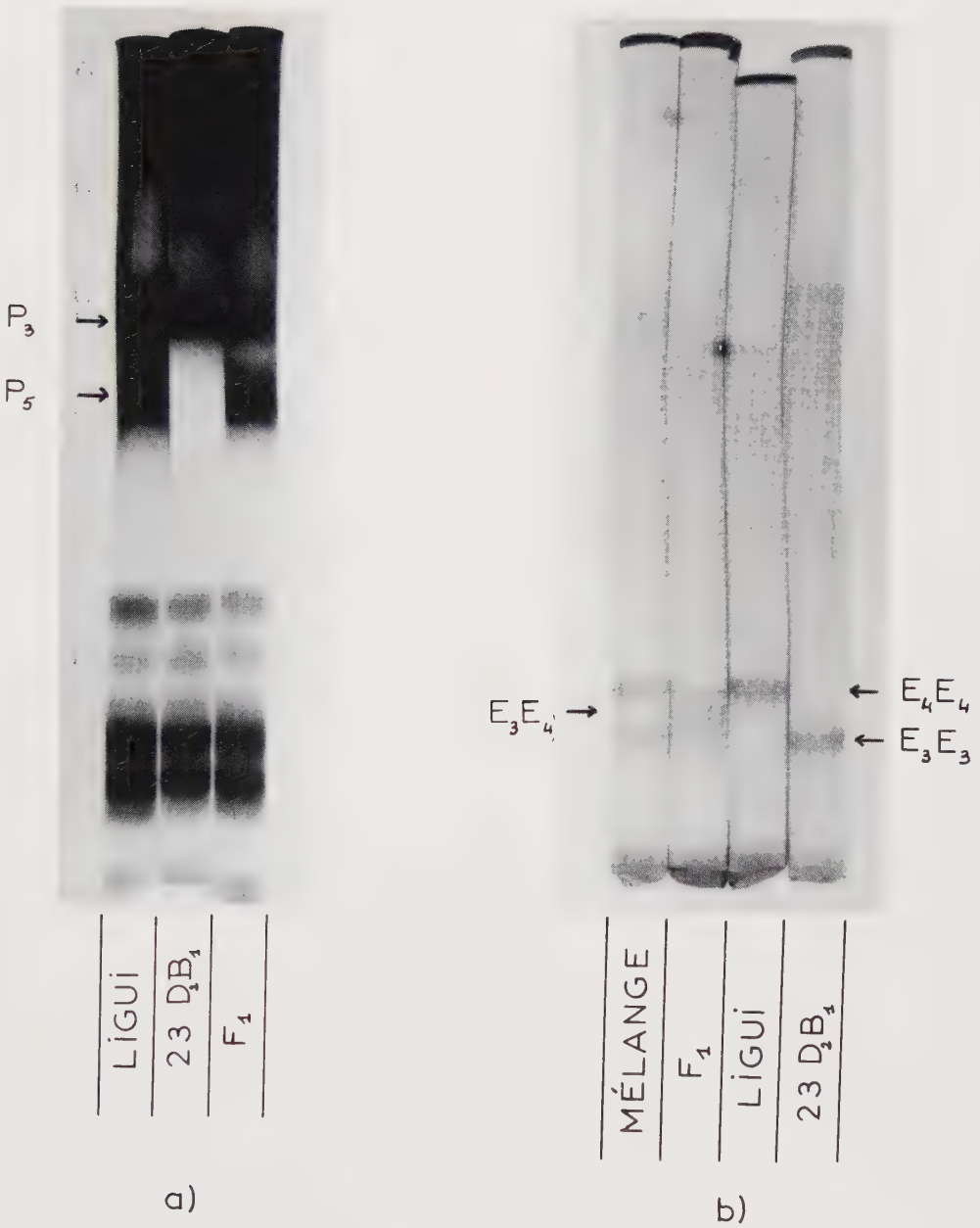
Péroxydases cathodiques

Parent ou croisement étudié	Génotype	Phénotype
$23D_2B_1$	P_5P_5 $P'_5P'_5$	[P_5] pas de bande
LIGUI	P_5P_5 $P'_5P'_5$	[P_5] une bande
F_1	P_5P_5 $P'_5P'_5$	[P_5] une bande
F_2		9/16 [P_5] une bande 7/16 [P_5] pas de bande
BCi sur $23D_2B_1$		1/4 [P5] une bande 3/4 [P_5] pas de bande

TABLEAU 14 : Analyse mendélienne de l'hérédité des marqueurs estérases et péroxydases cathodiques chez Ligui et $23D_2B_1$ (d'après Sandmeier et al, 1981).

Figure 28. - Zymogrammes estérases (b) et péroxydases (a) de Ligui, $23D_2B_1$ et leur hybride F_1. L'étude des marqueurs enzymatiques a été effectuée selon la méthode Daussant (gel de polyacrylamide, tampon de migration tri-glycine pH = 8,3 ; molarité 0,043 M ; tension 200 volts ; 2,5 mA/tube ; cf. Sandmeier et al, 1981). Cliché M. Sandmeier.

FIGURE 28


P3
P5
LIGUI
23 D1B1
F1
a)
E3E4
E4E4
E3E3
MÉLANGE
F1
LIGUI
23 D1B1
b)

Ordre de précocité	BC_4 [Pr]				BC_5 [Pr]			
	Estérases		Péroxydases		Estérases		Péroxydases	
	E_3E_3	E_3E_4	$[P_5]$	$[P_5]$	E_3E_3	E_3E_4	$[P_5]$	$[P_5]$
1		x		x		x		x
2	x			x		x	x	
3		x		x		x		x
4		x	x		x			x
5	x		x			x		x
6	x			x		x	x	
7	x			x	x			x
8		x		x		x		x
9	x			x	x			x
10	x			x		x	x	
11		x		x	x			x
12		x		x		x		x
13	x			x		x		x
14	x			x		x	x	
15		x	x			x	x	
16		x		x		x	x	
	8	8	3	13	4	12	6	10

Tableau 15 : analyse électrophorétique des plantes les plus précoces du BC_4 [Pr] et BC_5 [Pr].

En effet, à part le résultat obtenu pour les estérases du BC_4, toutes les proportions observées diffèrent des proportions théoriques attendues de façon significative (χ^2 hautement significatifs).

Deux conclusions importantes découlent de ces résultats :

- Au cours des 5 générations de croisements de retour étudiées la plante la plus précoce sélectionnée pour réaliser le croisement suivant sur $23D_2B_1$ [Pr] a toujours présenté un profil enzymatique de type hybride. Malgré 1 chance sur 2 de perdre l'allèle E_4 à chaque génération et 3 chances sur 4 de perdre à la fois P_5 et P'_5 à chaque génération, ces allèles provenant de Ligui ont été conservés. Ceci ne peut être le fait du hasard (probabilité de conserver E_4 = 0,03 - Probabilité de conserver P_5 et P'_5 = 0,001). On peut donc penser qu'une "liaison" importante dont il faudra préciser la nature existe entre la précocité et ces marqueurs.

- Bien que les effectifs analysés en BC_4 et BC_5 soient faibles (16 plantes), on constate qu'il y a des biais par rapport aux ségrégations observées en l'absence de sélection (cf. Sandmeier et al, 1980). Ces biais se traduisent par un excès d'allèles du parent Ligui. (E_4, P_5 et P'_5). Ces résultats sont d'ailleurs tout à fait en accord avec ceux obtenus par Salanoubat, M. (1980) sur des générations BC_5 AF_1 [Pr] ; dans tous les cas étudiés, il observe une liaison significative entre le marqueur estérase Ligui et la précocité des plantes. Les plantes porteuses de l'allèle E_4 de Ligui (génotypes E_3E_4 ou E_4E_4) sont significativement plus précoces ($\overline{ETP}$ = 90 jours) que celles qui ne le possèdent pas (E_3E_3 → $\overline{ETP}$ = 110 jours). Pour les péroxydases, la liaison n'existe que dans certains des cas étudiés. Compte-tenu du fait que nos marqueurs électrophorétiques estérases et péroxydases sont des caractéristiques n'ayant à priori aucun lien causal ou fonctionnel avec le comportement précocité ou tardivité puisqu'ils constituent en fait un marquage tout à fait aléatoire et "en aveugle" du génome il faut admettre qu'il pourrait exister dans le génome du mil des zones très importantes qui sont protégées de la recombinaison. Le marqueur péroxydase dépendant d'un système à 2 loci complémentaires indépendants, il faut même envisager la possibilité d'une absence de séparation de certains chromosomes

parentaux à la méïose ou bien peut-être d'une régulation par transposition

② Choix dans la descendance en autofécondation du BC_5 [Pr] de plantes destinées à fournir des familles isogénique de $23D_2B_1$.

Dans la descendance en autofécondation du 5ème back-cross (BC_5 AF_1 [Pr]) nous avons été amenés à choisir un certain nombre de plantes destinées à constituer le point de départ de nos familles isogéniques de $23D_2B_1$.

Pour faire ce choix en toute objectivité, nous avons suivi et étudié un certain nombre de plantes BC_5 AF_1 [Pr] dans deux conditions de milieu bien précises afin de nous rendre compte de l'état d'avancement vers l'isogénie. Ces conditions étaient les suivantes :

- ① Phytotron salle 12, température = 32°C - 27°C synchronisée sur un jour de 9h. Longueur du jour = 16h.
  Intensité lumineuse = 12 000 lux

- ② Superserre c, température = 28°C - 24°C. Longueur du jour et éclairements naturels en été (16h maximum ; 20 000 lux environ).

Dans chacune de ces conditions, nous avons comparé le développement et la précocité des plantes BC_5 AF_1 [Pr] et du parent de départ $23D_2B_1$ (ii) [Pr]. Les résultats de ces expériences ont été analysés et interprétés dans le travail de Niangado, O. (1981). Les résultats relatifs au caractère précocité sont donnés dans le tableau 16.

La figure 29 donne les résultats de cette expérience analysée par la méthode des composantes principales (représentation dans le système d'Axes 1-2, analyse portant sur 26 caractères). Pour la condition Phytotron 16h, $23D_2B_1$ est non floral et seules 14 plantes du BC_5 AF_1 ont été florales. Seules ces plantes ont été prises en compte pour l'analyse en composantes principales.

	$BC_5\ AF_1$ [Pr]	$23D_2B_1$ [Pr]
Superserre C (été)	$\overline{ETP}$ = 59,20 jours écart-type = 6,80 jours n = 10	$\overline{ETP}$ = 83 jours n = 10 écart type = 0,50 jours
Phytotron (16h)	$\overline{ETP}_{[F]}$ = 78,43 jours n = 14 écart-type = 8,70 jours (sur 20 individus, 14 [F], 6 [P])	[P]

Tableau 16 : Délais d'épiaison moyens des plantes $BC_5\ AF_1$ [Pr] et $23D_2B_1$ au Phytotron (LJ = 16h) et en Superserre (été).

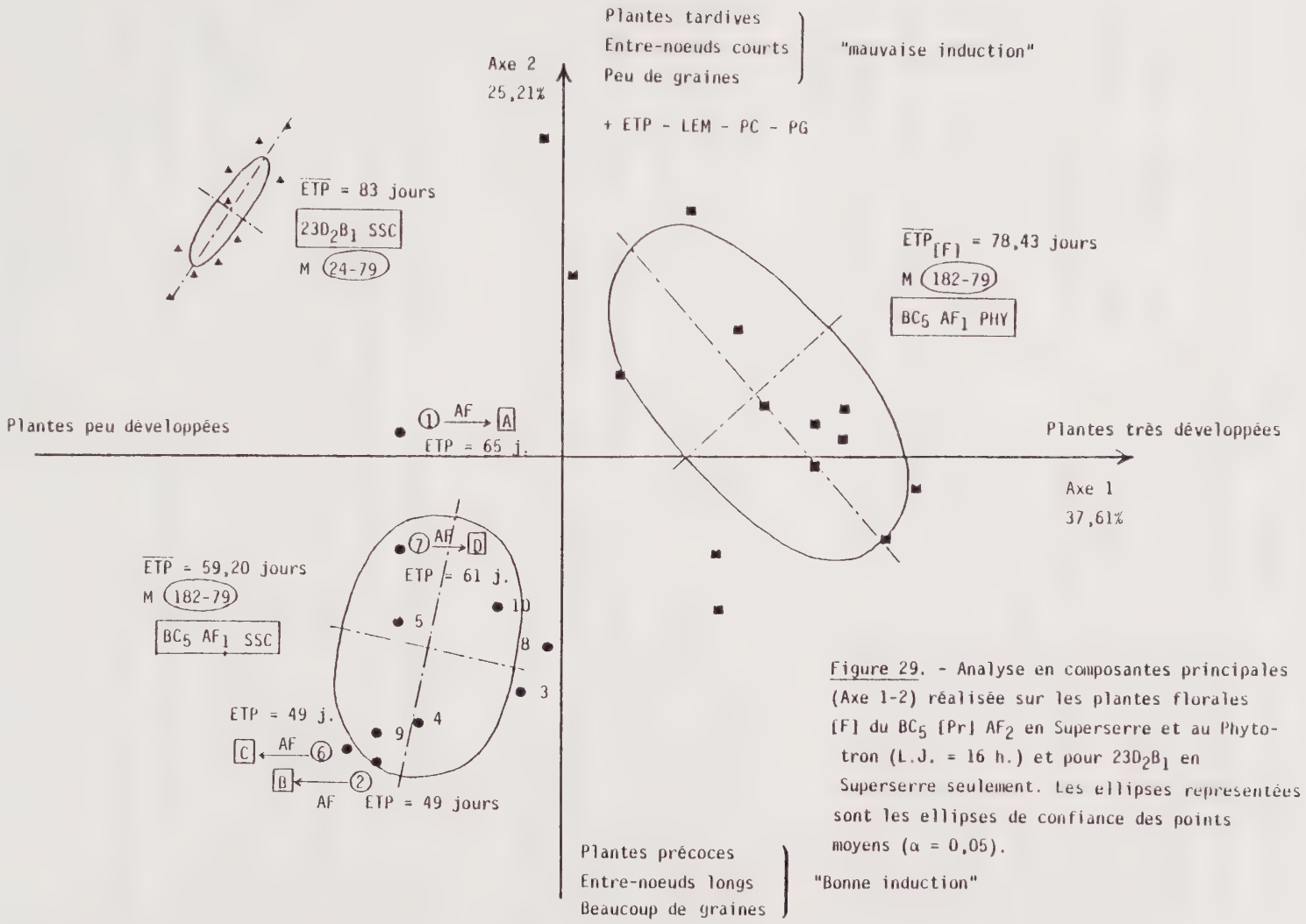


Figure 29. - Analyse en composantes principales (Axe 1-2) réalisée sur les plantes florales [F] du BC_5 [Pr] AF_2 en Superserre et au Phytotron (L.J. = 16 h.) et pour $23D_2B_1$ en Superserre seulement. Les ellipses representées sont les ellipses de confiance des points moyens (α = 0,05).

Le résultat majeur de cette expérience est que parmi les descendants en autofécondation du BC_5 [Pr], une proportion de plantes proche de 3/4 (14 sur 20) a fleuri en 16h au Phytotron. Or, nous rappelons que ces plantes n'ont jamais été sélectionnées pour ce comportement puisque l'on a toujours travaillé en longueur du jour = 9h à toutes les générations. Il faut donc admettre, comme nous avons dû le faire précédemment pour les estérases et les péroxydases que le "système génique I" qui code pour le contrôle de la sensibilité ou de l'insensibilité à la longueur du jour pourrait avoir des relations de linkage au sens large avec les gènes qui codent pour la précocité, ou bien que la pléïotropie potentielle du système génique Pr pourrait avoir déplacé le seuil de sensibilité photopériodique des plantes étudiées. (Ces plantes seraient florales en 16h mais n'auraient pas une courbe de réponse ETP = f (LJ) aussi plate que Ligui. Leur seuil serait seulement situé au-delà de 16h).

Alors que tout à l'heure nous avions insisté sur le caractère apparemment fortuit de la liaison entre les marqueurs estérase, péroxydase et la précocité, il est possible dans le cas présent de déceler un caractère fonctionnel dans ce regroupement en imaginant que tous les systèmes régulatifs qui interviennent dans le comportement floral du mil soient étroitement regroupés et corrélés au niveau de leur fonctionnement intégré dans le génome d'une plante.

Grâce à la description synthétique du matériel BC_5 AF_1 [Pr] obtenue par l'analyse en composantes principales, nous avons pu choisir dans la descendance du BC_5 [Pr] les individus destinés à servir de point de départ pour l'obtention de familles puis de lignées isogéniques. L'idéal aurait été de pouvoir réaliser à partir des individus du BC_5 AF_1 [Pr] un schéma de sélection de type S.S.D. (= single seed descent) en gardant un petit nombre de graines sur le maximum d'individus afin de ne pas trop rapidement réduire la variabilité génétique résiduelle. Malheureusement, les possibilités d'analyses ultérieures en Phytotron et en Superserre nous ont contraints à ne garder des descendants que sur quatre plantes. Cet inconvenient a cependant été compensé par la description précise de notre matériel en analyse multivariée. Le choix s'est effectué parmi les plantes ayant poussé en Superserre (conditions inductrices de la floraison pour tous les

génotypes) afin de ne pas faire de discrimination au niveau du comportement floral ou non-floral en Phytotron 16h. Les individus retenus étaient les suivants :

Codage sur la figure 29	$BC_5\ AF_1$ [Pr]	$BC_5\ AF_2$ [Pr]
BC_{01} =	M (182 - 79) 1 $E_3E_4\ P_5$	famille A = M (297 - 79)
BC_{02} =	M (182 - 79) 2 $E_4E_4\ P_5$	famille B = M (298 - 79)
BC_{06} =	M (182 - 79) 6 $E_3E_4\ P_5$	famille C = M (302 - 79)
BC_{07} =	M (182 - 79) 7 $E_3E_4\ P_5$	famille D = M 303 - 79

③ Estimation de la variabilité résiduelle des familles $BC_5\ AF_2$ [Pr]

Les plantes de la génération $BC_5\ AF_2$ [Pr] ont montré une variabilité résiduelle faible et homogène d'un groupe à l'autre (variances intra-familles). Dans l'ensemble ces plantes constituent un matériel déjà relativement bien fixé et dont le comportement pour la précocité s'est montré stable (cf. tableau 17 et figure 30). Les familles A et D sont peu précoces et de taille réduite. Elles ressemblent assez à $23D_2B_1$. Les familles B et C sont précoces et de taille assez élevée. Le tableau 18 résume la situation obtenue pour les marqueurs estérase et péroxydase à ce niveau de fixation du matériel. La famille B est fixée pour le locus estérase et pour la péroxydase. A est encore en ségrégation pour les 2 loci de même que C. D est fixé pour la péroxydase et ségrège pour l'estérase.

④ Croisement diallèle entre les familles obtenues et $23D_2B_1$.

Pour réaliser une étude de génétique quantitative précise du matériel obtenu, nous avons réalisé des croisements diallèles entre les familles A, B, C, D et $23D_2B_1$. Les hybrides obtenus ont été étudiés dans un dispositif expérimental qui regroupait également le parent Ligui. Tous ces génotypes ont été placés dans 3 conditions de milieu différentes afin de pouvoir juger au mieux toutes les interactions possibles entre génotype et environnement. Les conditions de culture retenues étaient les suivantes :

Source de variation	DL	CM	F obs.	F 1%	
Inter-génotype	3	799,24	33,97	4,4	HS.
Intra-génotype	36	23,53			

F. max. = 1,78 NS. Var. homogènes

Tableau 17 : Analyse de variance : ETP des plantes BC_5 AF_2 [Pr]

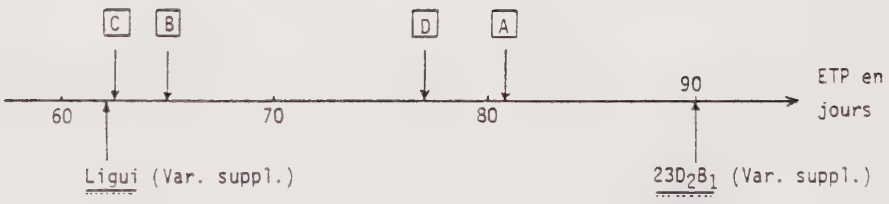


Figure 30 : Comparaison des moyennes des familles A, B, C, D au niveau BC_5 AF_2 [Pr].

10 plantes de chaque génotype	E_3E_3	E_3E_4	E_4E_4	P_5	P_5
01 [A] M (297-79) parent hétérozygote aux 2 loci	1/4 2	1/2 6	1/4 2	9/16 7	7/16 3
02 [B] M (298-79) parent homozygote aux 2 loci	-	-	10	10	-
06 [C] M (302-79) parent hétérozygote aux 2 loci	3	3	4	7	3
07 [D] M (303-79) parent hétérozygote estérase/ homozygote peroxydase	3	3	4	-	10
Parent $23D_2B_1$	100%	-	-	-	100
Parent Ligui	-	-	100%	100%	-
F_1 ($23D_2B_1$ x Ligui)	-	100%	-	100%	-

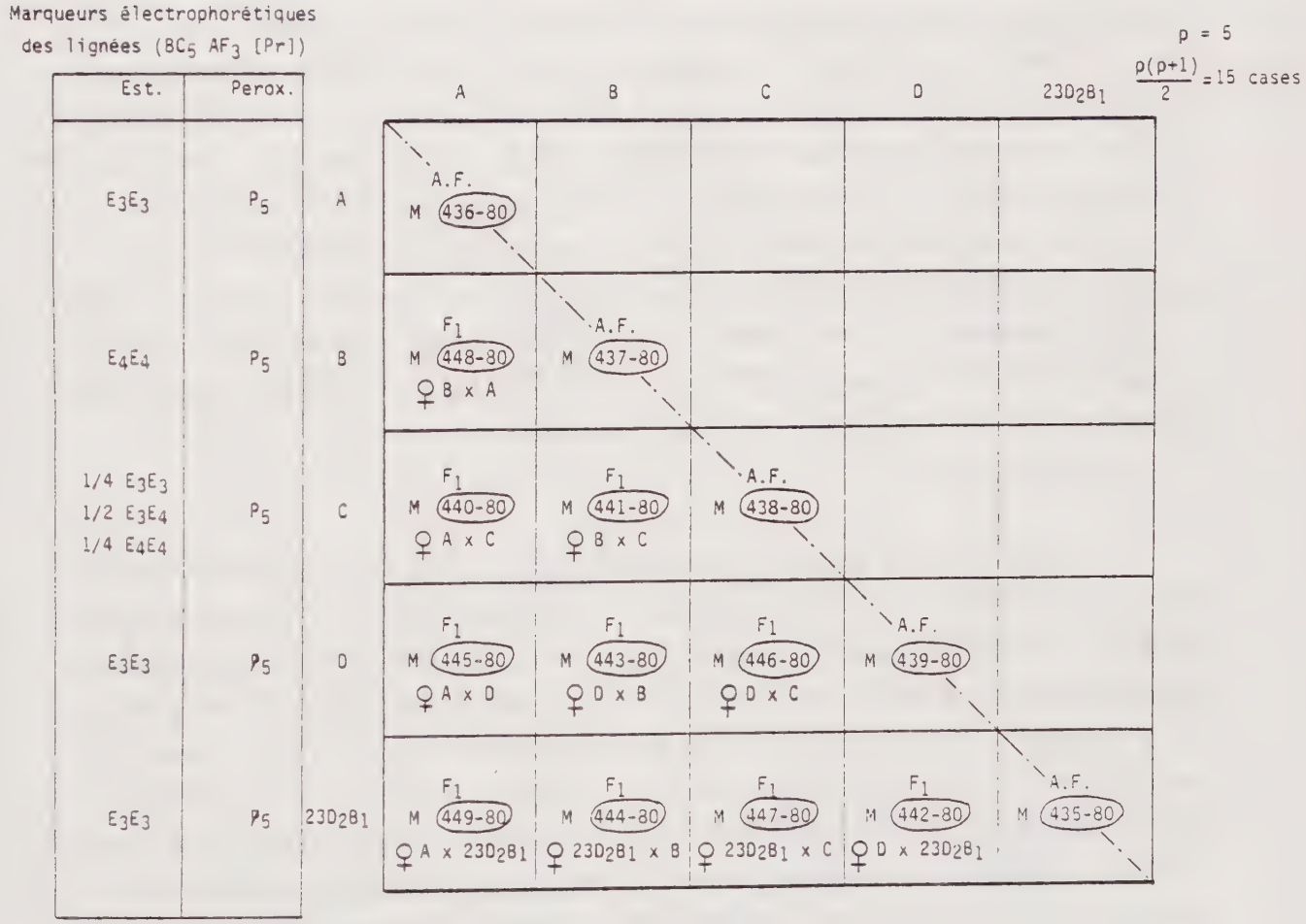
Tableau 18 : Résultats des analyses électrophorétiques (Estérases - Péroxydases) sur les BC_5 AF_2 [Pr].

① Superserre C longueur de jour naturelle en été (semis le 16 juin 1980)

② Phytotron salle 12, longueur de jour = 12 heures

③ Phytotron salle 12, longueur de jour = 16 heures

Les génotypes étudiés dans ces 3 conditions sont répertoriés dans la table diallèle suivante :



Les familles A, B, C, D de la diagonale correspondent à des générations BC_5 AF_3 [Pr]. Toutes les autofécondations ($23D_2B_1$ compris) et hybridations étudiées dans cette expérimentation ont été faites sur des plantes cultivées simultanément en superserres. Ligui constituait dans chaque expérience et pour chaque condition de milieu notre témoin

de précocité. On remarquera que l'on n'a pas tenu compte du sens de croisement dans la réalisation du diallèle car nous n'avions pas enregistré d'effets maternels dans les F_1 entre $23D_2B_1$ et Ligui et tout l'essai a été mené sur cytoplasme $23D_2B_1$.

b) Sélection de lignées isogéniques $23D_2B_1$ [F].

A l'issue des 5 générations de BC en Phytotron 16h, nous possédions des plantes hétérozygotes pour le caractère sélectionné c'est-à-dire de génotype Ii. Pour arriver à fixer des plantes II de même génotype que Ligui, 2 générations successives étaient nécessaires puisque l'allèle I est dominant et que par conséquent les plantes II et Ii ont le même comportement floral. Seules les plantes qui ne ségrègeaient plus après 2 autofécondations ont été retenues. Nous avons profité de ces 2 générations pour nous faire une idée plus précise du comportement des familles obtenues. De plus, comme nous l'avons vu précédemment, nous voulions non seulement sélectionner des plantes florales en 16h mais également insensibles au même titre que Ligui c'est-à-dire dont le cycle semis épiaison soit assez stable pour toutes les longueurs de jours. Pour cela, nous avons dû faire des comparaisons du comportement de ces familles à diverses longueurs de jour (9h - 12h - 16h - 24h) au Phytotron.

Le tableau 19 donne la généalogie simplifiée des croisements effectués pour obtenir des plantes $23D_2B_1$ [F] en jours longs (on trouvera en Annexe 2 une généalogie détaillée). Jusqu'au BC_5, nous nous sommes contentés de sélectionner à chaque génération des plantes florales en 16h en prenant la précaution de ne choisir ni les plus précoces ni les plus tardives. Les marqueurs estérases et péroxydases n'ont pas été étudiés sur ces plantes car les méthodes n'étaient pas encore mises au point sur le mil à ce moment là. (La sélection pour obtenir des lignées isogéniques [F] insensibles a débuté en 1975 ; celle pour obtenir des lignées précoces a commencé en 1976).

① Etude de la génération BC_5 AF_2 [F] 16 heures.

Une première autofécondation du BC_5 a été réalisée qui a donné le génotype M (69-79) = BC_5 AF_1 [F] 16h. Dans cette autofécondation, nous avons sélectionné 4 plantes florales en 16h qui ont elles-mêmes été auto-

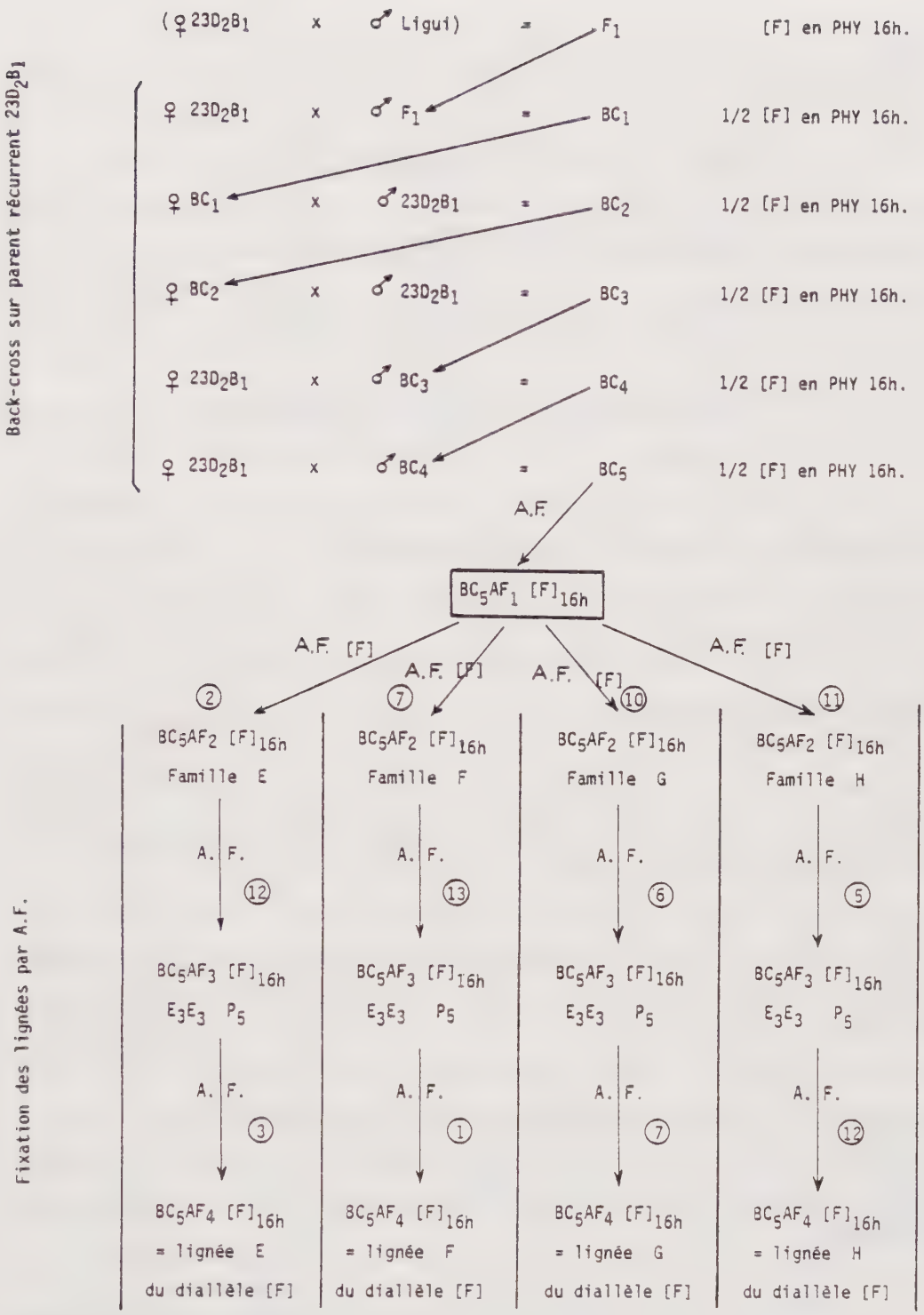
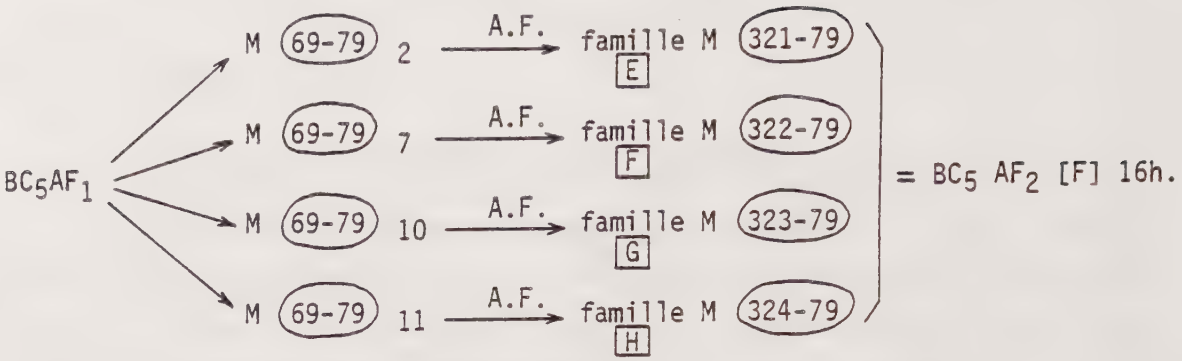


Tableau 19 : Généalogie de la sélection pour des familles de plantes florales en 16h au Phytotron ($23D_2B_1$ $[F]_{16h}$)

fécondées pour donner le $BC_5\ AF_2$ [F] 16h.



Pour tester l'homozygotie ou l'hétérozygotie de ces génotypes, nous avons étudié 30 plantes de chaque famille E, F, G, H. Les plantes ont toutes poussé en Phytotron salle 12, longueur de jour = 16 heures et nous avons noté leur comportement floral ainsi que les différents caractères morphologiques décrits dans le paragraphe matériel et méthodes. (Descripteur réduit = 17 caractères).

Pour les quatre familles étudiées nous avons obtenu 3 types de comportements bien marqués qui peuvent se résumer par les schémas de la figure 31 relative au caractère ETP.

La famille E est en ségrégation et l'on peut y distinguer 2 sous-groupes ; l'un de très faible étendue (ω = 10 jours) correspond à des plantes précoces (épiaison avant 60 jours), à tige grêle, assez petites, ayant un petit drapeau, l'autre correspondant à des plantes tardives (n'épiant pas avant 70 jours) à grosse tige, de taille importante et avec un grand drapeau. L'étendue de ce groupe est importante (ω = 40 jours) (cf. figure 31a). Le sous-groupe précoce compte 10 plantes, le sous-groupe tardif 20 plantes.

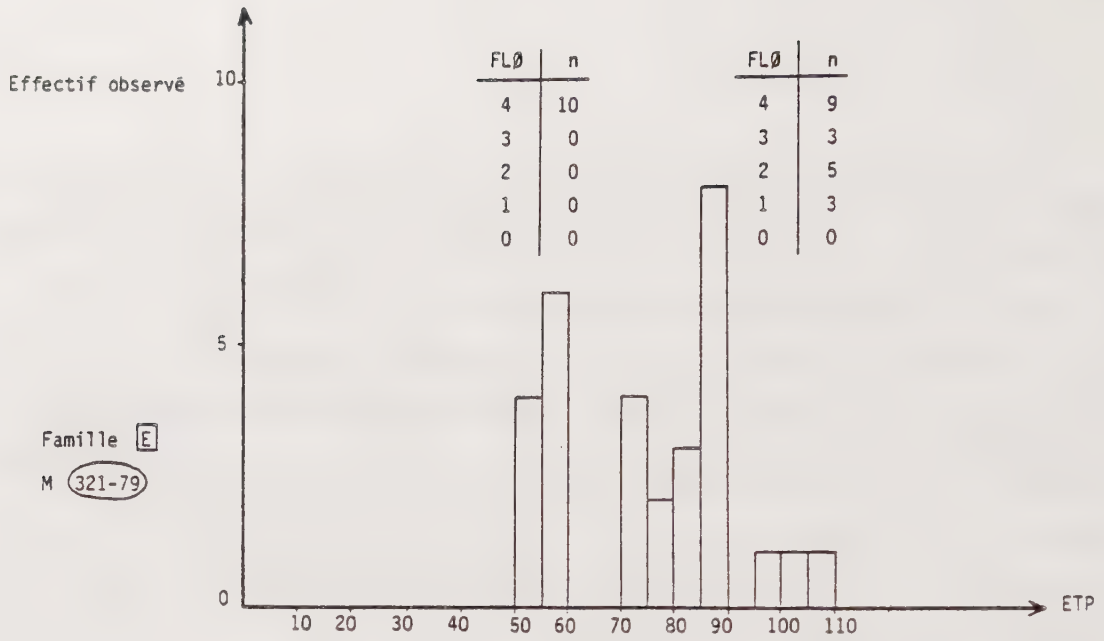
La famille F est homogène et l'on n'y observe aucune ségrégation pour le caractère précocité. Toutes les plantes de cette famille ont un comportement analogue à celui du sous-groupe précoce de la famille E . (cf. figure 31b).

Les familles G et H ont eu des comportements identiques et comparables à celui du sous-groupe tardif de la famille E (cf. figure 31c et d).

En plus du caractère ETP qui nous renseigne sur la précocité des plantes, il est intéressant d'analyser les résultats obtenus avec le caractère FLO qui nous indique si la floraison s'est déroulée normalement jusqu'au bout ou si des anomalies ont été observées. Dans ces notes de floraison on trouve des valeurs qui vont de 1 (chandelle ébauchée) à 4 (floraison normale), mais dans aucun cas nous n'avons retrouvé le comportement indéfiniment végétatif (note 0) du parent $23D_2B_1$ de départ et il y avait toujours au minimum une ébauche de chandelle visible en disséquant la plante. Pour la famille E , toutes les plantes du sous-groupe précoce ont eu la note de floraison 4. Parmi les plantes du sous-groupe tardif, 3 ont eu la note 1, 5 la note 2, 3 la note 3 et 9 la note 4. (cf. figure 31).

Si l'on se réfère aux expériences décrites au paragraphe B,II,d nous voyons que toutes les plantes étudiées ont subi au minimum une transformation irréversible du méristème, mais la réalisation de la morphogenèse florale est plus ou moins complète selon les cas. On remarquera que cette morphogenèse florale se fait mieux chez les plantes précoces que chez les plantes tardives (corrélation (FLO, ETP) = -0,41 ; corrélation (FLO, LOP) = + 0,64) ce qui avait conduit Niangado, O. (1981) à conclure que des plantes précoces peuvent être plus productives dans des conditions de jours longs que des plantes plus tardives car des phénomènes de stérilité des chandelles apparaissent alors, vraisemblablement liés au fait que la plante tardive est gênée par son seuil de sensibilité photopériodique. (La plante tardive reste trop longtemps dans une zone de longueur de jour proche de son seuil et l'induction florale se fait mal).

La corrélation observée entre la qualité de la floraison et le caractère LOP (longueur du pédoncule de la chandelle) semble également intéressante car ce caractère donne une bonne appréciation de la qualité de la morphogenèse florale et pourrait fournir une piste intéressante pour l'étude des phénomènes physiologiques liés à cette phase du développement de la plante. (On peut imaginer que le déterminisme d'élongation de l'ébauche de la chandelle soit génétiquement simple à analyser et dépende de la production ou non d'une substance de croissance plus ou moins spécifique).



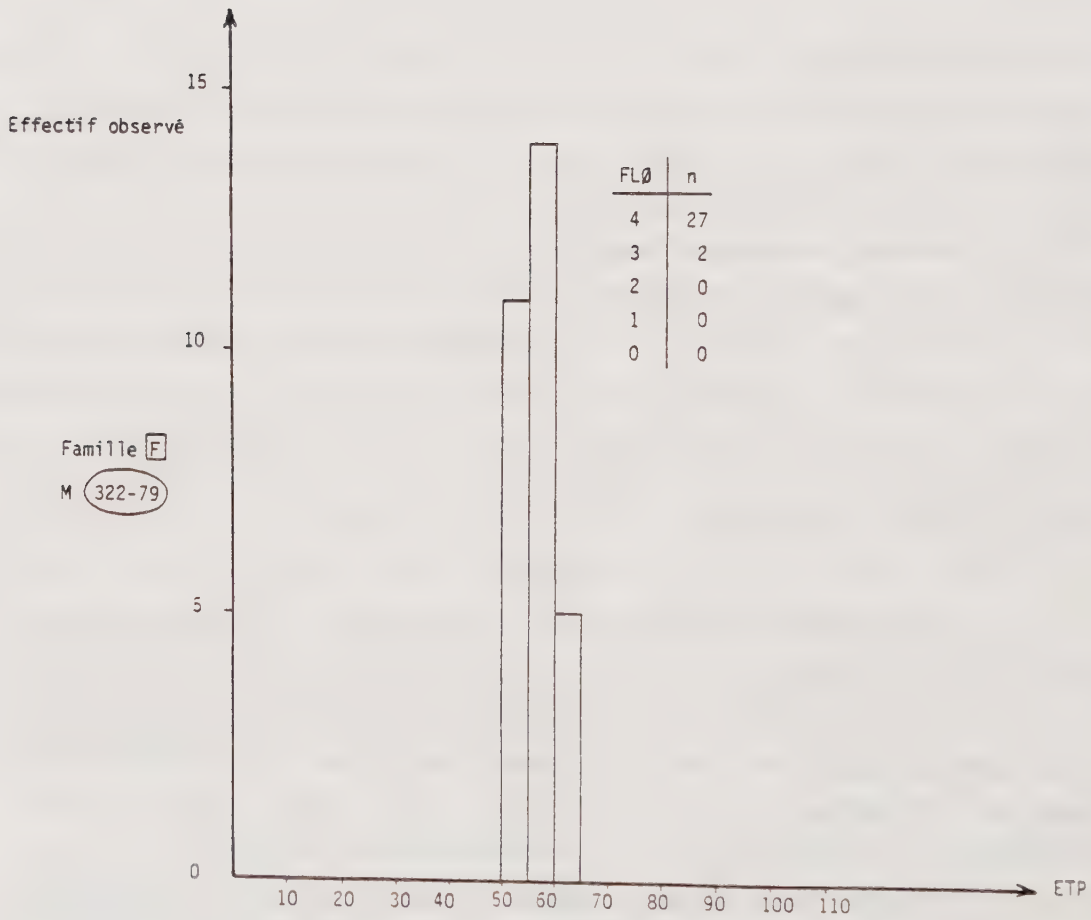
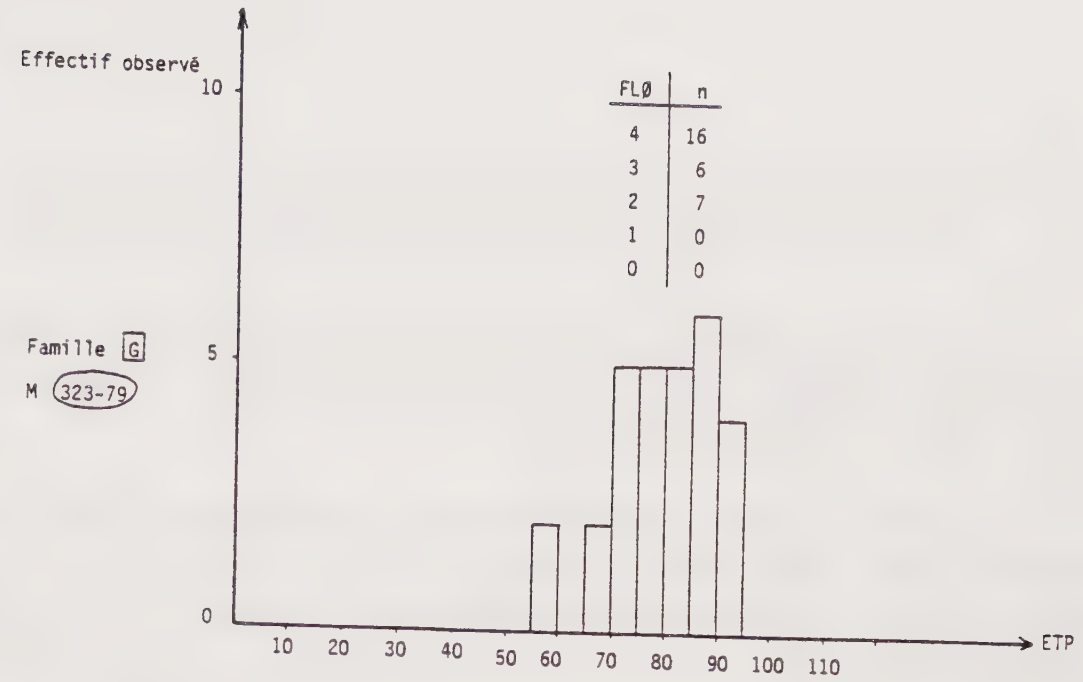


Figure 31.- Histogrammes de précocité des 4 génotypes BC_5AF_2 (familles E, F, G, H)
Echelle des notes de floraison : 0 = végétatif ; 1 = chandelle invisible mais ébauchée ; 2 = chandelle visible mais stérile ; 3 = chandelle un peu fertile ; 4 = floraison normale.



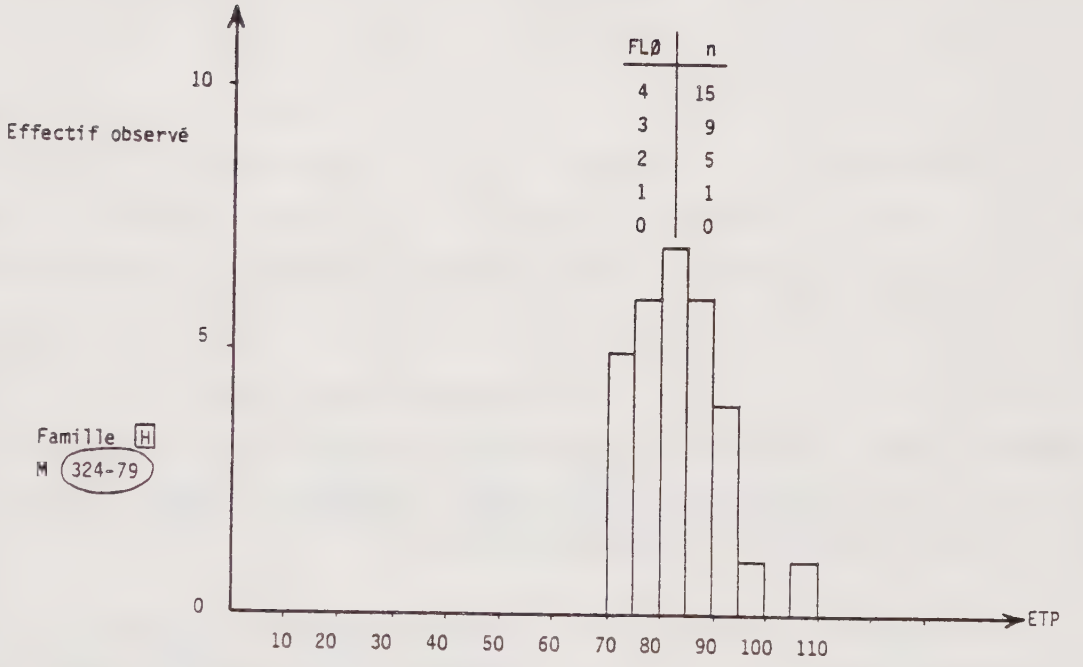


Figure 31.- (suite) Histogrammes de précocité des 4 génotypes BC_5AF_2 (familles E, F, G, H)
Echelle des notes de floraison : 0 = végétatif ; 1 = chandelle invisible mais ébauchée ; 2 = chandelle visible mais stérile ; 3 = chandelle un peu fertile ; 4 = floraison normale.

② Etude à différentes longueurs de jour en Phytotron salle 12 (LJ = 9 - 12 - 16 - 24 h) de la génération $BC_5\ AF_3\ [F]_{16h}$.

Dans les familles E, F, G, H précédemment décrites nous avons sélectionné 1 plante par famille afin de constituer le point de départ des lignées isogéniques [E], [F], [G], [H].

Dans le cas de la famille E qui était en ségrégation, nous avons retenu une plante appartenant au sous-groupe précoce. Ces plantes ont été autofécondées pour donner la génération $BC_5\ AF_3\ [F]_{16h}$ qui a été testée en Phytotron à différentes longueurs de jour pour apprécier l'insensibilité photopériodique (floraison en 16h + stabilité du délai de floraison en fonction de la longueur du jour) du matériel obtenu (cf. tableau 20). Une telle étude de nos lignées nous permettait en toute sécurité de choix de retenir des plantes dont le comportement floral soit aussi proche que possible de celui de Ligui. Ce comportement est bien illustré par les graphiques d'analyse en composantes principales de la figure 32 où l'on voit que les points représentatifs du génotype Ligui sont très proches les uns des autres et ne fluctuent pas avec la longueur du jour. Le génotype $23D_2B_1$ n'est représenté que pour les longueurs de jour 9h et 12h, seules conditions testées où il est floral et peut être comparé aux autres génotypes. La représentation dans le système d'Axes 1-2 qui regroupe 61,29% de la variabilité globale nous semble la plus intéressante car elle traduit sur l'axe 1 des caractéristiques de vigueur au départ et d'encombrement des plantes et sur l'axe 2 essentiellement une appréciation du degré de normalité de la floraison. On trouve dans le 2ème quadrant les plantes à floraison normale et dans le 4ème quadrant les plantes à floraison anormale.

Parmi les lignées étudiées, on voit que certaines comme E, H et Ligui ont bien fleuri dans toutes les conditions de longueur de jour, alors que d'autres comme F et G ont bien fleuri en jours courts mais moins bien en jours longs.

La lignée E est celle qui se rapproche le plus de Ligui mais elle n'atteint toutefois pas sa stabilité de comportement. Les plantes obtenues en $BC_5\ AF_3\ [F]_{16h}$ ont des comportements relativement très stabilisés

	9 h. ETP	FLO	12 h ETP	FLO	16 h ETP	FLO	24 h ETP	FLO
[E] M (450-80)	$\bar{x}$ = 52,75 s^2 = 9,58	4	$\bar{x}$ = 59,80 s^2 = 6,70	4	$\bar{x}$ = 51,80 s^2 = 0,20	4	$\bar{x}$ = 61,80 s^2 = 0,20	4
[F] M (452-80)	$\bar{x}$ = 56,20 s^2 =14,20	3-4	$\bar{x}$ = 53,20 s^2= 1,20	4	$\bar{x}$ = 52,20 s^2= 3,20	4	$\bar{x}$ = 60,25 s^2= 2,25	3,00
[G] M (454-80)	$\bar{x}$ = 59,00 s^2= 0,00	4	$\bar{x}$ = 64,20 s^2= 12,70	4	$\bar{x}$ = 70,75 s^2= 4,92	4	$\bar{x}$ = 84,00 s^2= 3,00	3,00
[H] M (456-80)	$\bar{x}$ = 63,00 s^2= 18,00	4	$\bar{x}$ = 61,20 s^2= 3,70	4	$\bar{x}$ = 87,00 s^2= 75,00	4	$\bar{x}$ = 83,33 s^2= 30,33	4
$23D_2B_1$	$\bar{x}$ = 65,80 s^2= 13,20	4	$\bar{x}$ = 60,00 s^2= 1,50	4	$\bar{x}$ = — s^2= —	0	$\bar{x}$ = — s^2= —	0
LIGUI	$\bar{x}$ = 44,25 s^2= 0,25	4	$\bar{x}$ = 38,80 s^2= 1,20	4	$\bar{x}$ = 43,00 s^2= 1,50	4	$\bar{x}$ = 49,20 s^2= 0,20	4
F_1 (autre expérience)	$\bar{x}$ = 55	-	$\bar{x}$ = 50	-	$\bar{x}$ = 77	-	$\bar{x}$ = 80	-

Tableau 20.- Etude de la Précocité et du comportement floral en Phytotron salle 12 des lignées sélectionnées pour l'insensibilité photopériodique (BC_5 AF_3 [F]).
Note de floraison : 0 = végétatif ; 1 = chandelle invisible mais ébauchée : un drapeau ; 2 = chandelle visible 100% stérile ; 3 = chandelle un peu fertile ; 4 = fertilité normale.

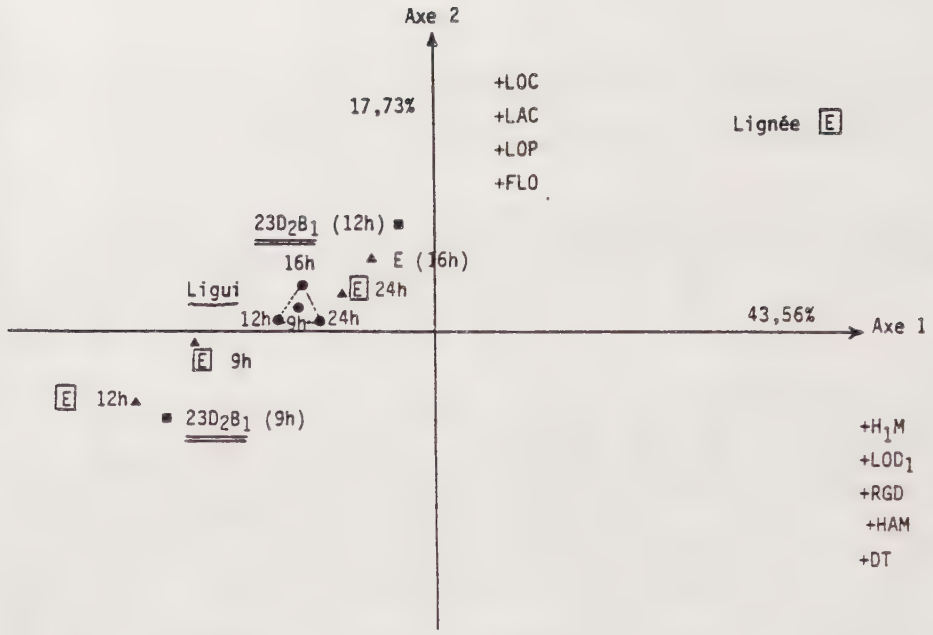


Figure 32a.- Comportement de la lignée E en Phytotron salle 12 pour différentes longueurs de jour. (Niveau BC_5 AF_3 $[F]_{16h}$).

Figure 32b.- Comportement de la lignée F en Phytotron salle 12 pour différentes longueurs de jour. (Niveau BC_5 AF_3 $[F]_{16h}$).

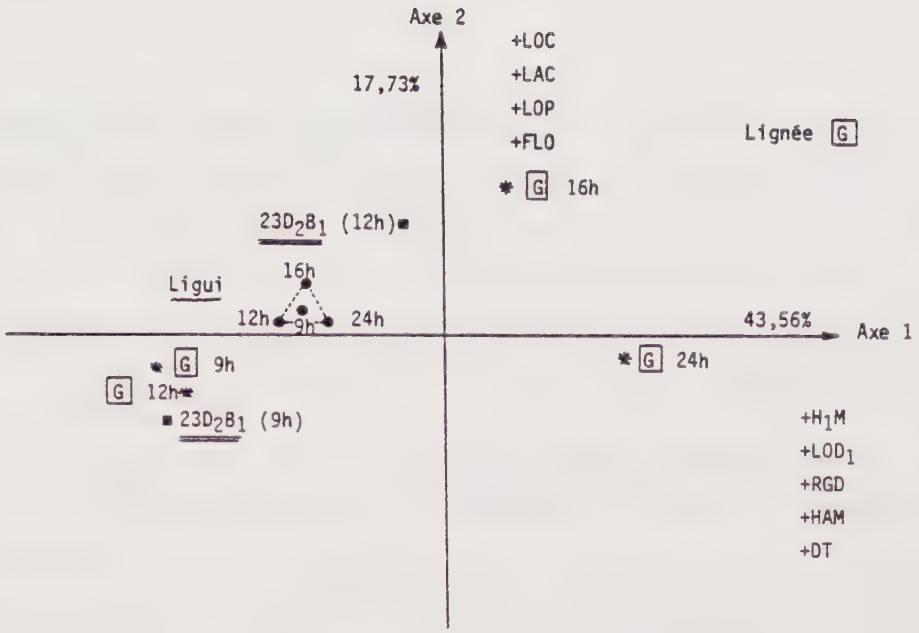


Figure 32c.- Comportement de la lignée G en Phytotron salle 12 pour différentes longueurs de jour (Niveau BC_5 AF_3 $[F]_{16h}$).

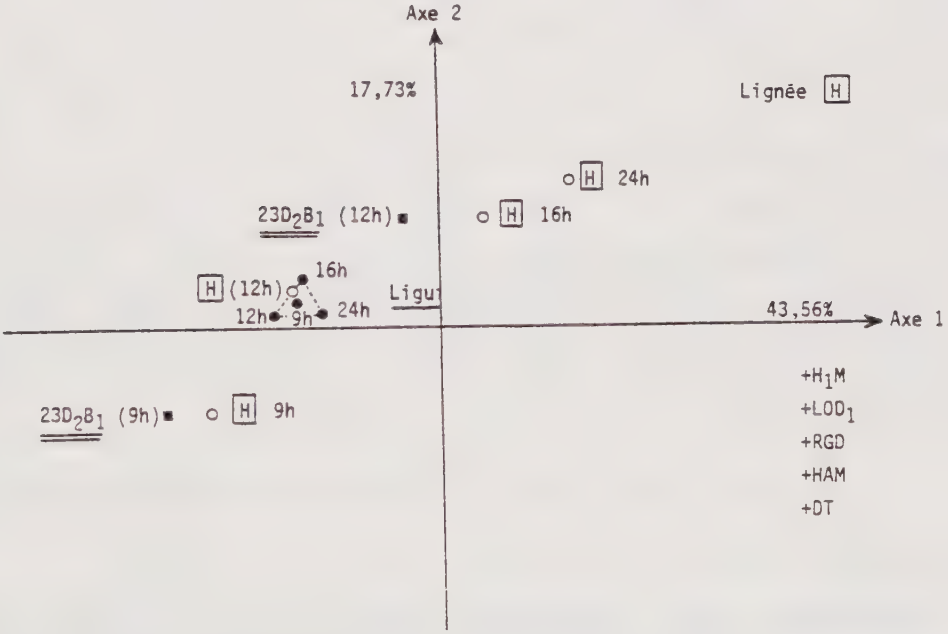


Figure 32d.- Comportement de la lignée H en Phytotron salle 12 pour différentes longueur de jour (Niveau BC_5 AF_3 $[F]_{16h}$).

(variances intra-familles très faibles et homogènes dans l'ensemble), et nous les avons utilisées pour réaliser un diallèle avec le parent $23D_2B_1$. (Diallèle 5 x 5).

③ Réalisation des croisements diallèles entre les lignées E, F, G, H et $23D_2B_1$.

Les croisements entre tous ces génotypes n'ont pas pu être réalisés au Phytotron au cours de l'étude de la génération $BC_5\ AF_3\ [F]_{16h}$ car l'humidité relative importante de cette condition de culture empêche le pollen d'avoir les capacités de dispersion nécessaires à une bonne allopollinisation. Ayant de nombreux croisements à réaliser simultanément, nous avons donc fait une autofécondation supplémentaire de 4 plantes choisies au Phytotron après début de floraison, puis transférées en superserre C pour y terminer leur floraison et la maturation des graines dans des conditions optimales. Ce sont donc des plantes $BC_5\ AF_4\ [F]_{16h}$ qui ont été semées (JO = 12/2/81) et qui nous ont servi à réaliser les différents croisements du diallèle [F]. Ces plantes avaient les numéros suivants : E = M (11-81), F = M (12-81), G = M (13-81), H = M (14-81), $23D_2B_1$ = M (435-80). Pour avoir simultanément suffisamment de plantes en fleur, nous avons cultivé 10 plantes de chacun de ces génotypes en Phytotron longueur de jour = 16h pendant 3 semaines. Nous les avons ensuite toutes induites en longueur de jour = 12h puis elles ont été transportées dans la superserre C (longueur du jour naturelle au mois d'avril à Gif = 14h). Cette méthode permet d'ajuster les précocités des différents génotypes indépendamment de leur sensibilité photopériodique. A l'intérieur de chaque groupe E, F, G, H, $23D_2B_1$ les floraisons ont ainsi été parfaitement simultanées et l'homogénéité phénotypique parfaite ce qui confirme que ce matériel est bien fixé.

Les lots de graines hybrides F_1 ont ensuite été resemés pour réaliser les diallèles prévus.

Trois conditions expérimentales différentes ont également été choisies afin d'étudier tous ces croisements dans des conditions qui permettent de faire exprimer au maximum les diverses interactions génotype x environnement. Parmi les conditions utilisées, 2 permettaient à tous les

génotypes, $23D_2B_1$ compris,de fleurir :

-① Superserre C longueur de jour naturelle en été - J0 = 18/6/81

-② Phytotron salle 12 longueur de jour = 12h - J0 = 18/6/81

Une des conditions utilisée, la 3ème, devait permettre de juger et de confirmer le transfert de l'aptitude à fleurir en jours longs :

-③ Phytotron salle 12 longueur de jour = 16h - J0 = 18/6/81.

En plus des génotypes prévus dans la table diallèle nous avons testé les effets de réciprocité pour un des croisements ($♀ 23D_2B_1$ x E, $♀$E x $23D_2B_1$). Ce type de test qui aurait été souhaitable pour l'ensemble des génotypes (afin de s'assurer qu'aucun effet de réciprocité n'existe), n'a pas pu être mené systématiquement en raison des nombres limités de plantes que nous pouvions tester simultanément.

Nous avons également pu tester dans les mêmes expériences une lignée isogénique de $23D_2B_1$ nommée $23D_2B_1$ E (early) qui a été sélectionnée à Tifton en Georgie par G.W. Burton. Cette lignée parvenue en laboratoire en août 1980 (Niangado, O.) a pu être incluse dans nos expériences et il était intéressant de la comparer à nos lignées E, F, G, H car la démarche suivie par Burton a été comparable à la nôtre. Le donneur de précocité utilisé par Burton n'est pas le même que celui que nous avons utilisé (cf. Burton, G.W. 1981), mais c'est une plante qui semble présenter des caractéristiques proches de celles de Ligui. Elle provient d'une station australienne où elle a été isolée par R.F. Moore en 1969 à partir d'un cultivar africain sensible à la longueur du jour. Cette plante très précoce a été utilisée pour hybrider avec $23D_2B_1$ et une série de back-crosses a permis d'obtenir $23D_2B_1$ E qui est précoce.

La comparaison de cette lignée dans le cadre de nos études de diallèles permettra de se faire une première idée de son comportement et ultérieurement une analyse génétique de ce comportement pourra être envisagée en réalisant des croisements entre $23D_2B_1$E et nos lignées E, F, G, H, $23D_2B_1$ et Ligui.

Marqueurs électrophorétiques des lignées (BC_5 AF_5 [F1])

Estérases	Perox.	
E_3E_3	P_5	E
E_3E_3	P_5	F
E_3E_3	P_5	G
E_3E_3	P_5	H
E_3E_3	P_5	$23D_2B_1$

	E	F	G	H	$23D_2B_1$
E	A.F. M (209-81)				F_1 M (218-81) $Ex23D_2B_1$
F	F_1 M (214-81) F x E	A.F. M (210-81)			
G	F_1 M (215-81) G x E	F_2 M (219-81) G x F	A.F. M (211-81)		
H	F_1 M (216-81) H x E	F_2 M (220-81) H x F	F_1 M (222-81) H x G	A.F. M (212-81)	
$23D_2B_1$	F_1 M (217-81) $23D_2B_1$xE	F_2 M (221-81) $23D_2B_1$xF	F_1 M (223-81) $Gx23D_2B_1$	F_1 M (224-81) $Hx23D_2B_1$	A.F. M (213-81)

II - BILAN DU COMPORTEMENT FLORAL EN PHYTOTRON ET SUPERSERRE DES LIGNÉES ISOGÉNIQUES OBTENUES PAR RAPPORT AUX PARENTS DE DÉPART.

a) Courbes de réponse des lignées isogéniques pour différentes longueurs de jour au Phytotron

Dans le chapitre précédent, nous avons présenté la méthodologie utilisée pour fabriquer des lignées isogéniques de $23D_2B_1$ dont certaines soient précoces et d'autres florales en jours de 16h et insensibles. Nous avons insisté sur le fait que pendant toute cette phase de sélection le choix des génotypes se faisait "en aveugle" et ce n'est qu'à l'issue des générations de fixation par autofécondation qu'il fut possible de savoir

quel serait le comportement floral des lignées isogéniques obtenues. De nouveau en présence de génotypes assez bien stabilisés et se reproduisant identiques à eux-mêmes par autofécondation, nous avons pu tester dans différentes conditions de longueur de jour (9h, 12h, 16h, 22 ou 24h) au Phytotron leur réponse florale. Ces tests ont été faits en majeure partie pendant les générations de fixation du matériel ou en fin de sélection. Les figures 33 et 34, qui résument l'évolution des différentes génotypes pendant cette phase finale, montrent que, aussi bien pour les lignées sélectionnées en 9h que pour celles sélectionnées en 16h, à partir du BC_5 AF_2, chaque famille présentait pour la précocité un comportement moyen bien typé qui n'évoluera pratiquement plus ensuite. Les seules différences nettes observables sont plutôt imputables aux fluctuations des conditions de milieu comme cela a été le cas en particulier pour l'essai réalisé en superserre C en été 1980 (cf. figure 33 - Diallèle Pr I) qui a souffert de conditions météorologiques très mauvaises et pour lequel les précocités enregistrées sont plutôt proches de celles d'un essai réalisé en période hivernale (intensité lumineuse très limitante et température relativement basse).

Si l'on représente les courbes de réponse de ces différentes lignées en fonction de la longueur du jour au Phytotron, comme nous l'avions fait pour les parents $23D_2B_1$, Ligui et leur hybride F_1, on s'aperçoit que les lignées isogéniques obtenues présentent une remarquable diversité de comportement (cf. figures 35 et 36). Parmi les lignées sélectionnées en 9h pour la précocité, C semble être la plus précoce en 12h et en 16h, mais elle n'est pas insensible comme Ligui car son cycle rallonge en jours longs de 22h. Les lignées A et B sont de type jours courts préférentes sans seuil visible dans la gamme des longueurs de jours étudiées ; B est toujours plus précoce que A. Quant à D, elle présente un seuil entre 12h et 16h et son comportement est très comparable à celui de $23D_2B_1$.

Le comportement de la lignée $23D_2B_1$Early se rapproche beaucoup de celui de la lignée C (Lignée précoce mais sensible à la longueur du jour).

Les lignées sélectionnées en 16h pour l'insensibilité photopériodique et l'aptitude à fleurir en jours longs montrent également des réponses très variées. Les lignées E et F sont pratiquement aussi insensibles que Ligui mais un peu moins précoces. La lignée G présente un comportement de

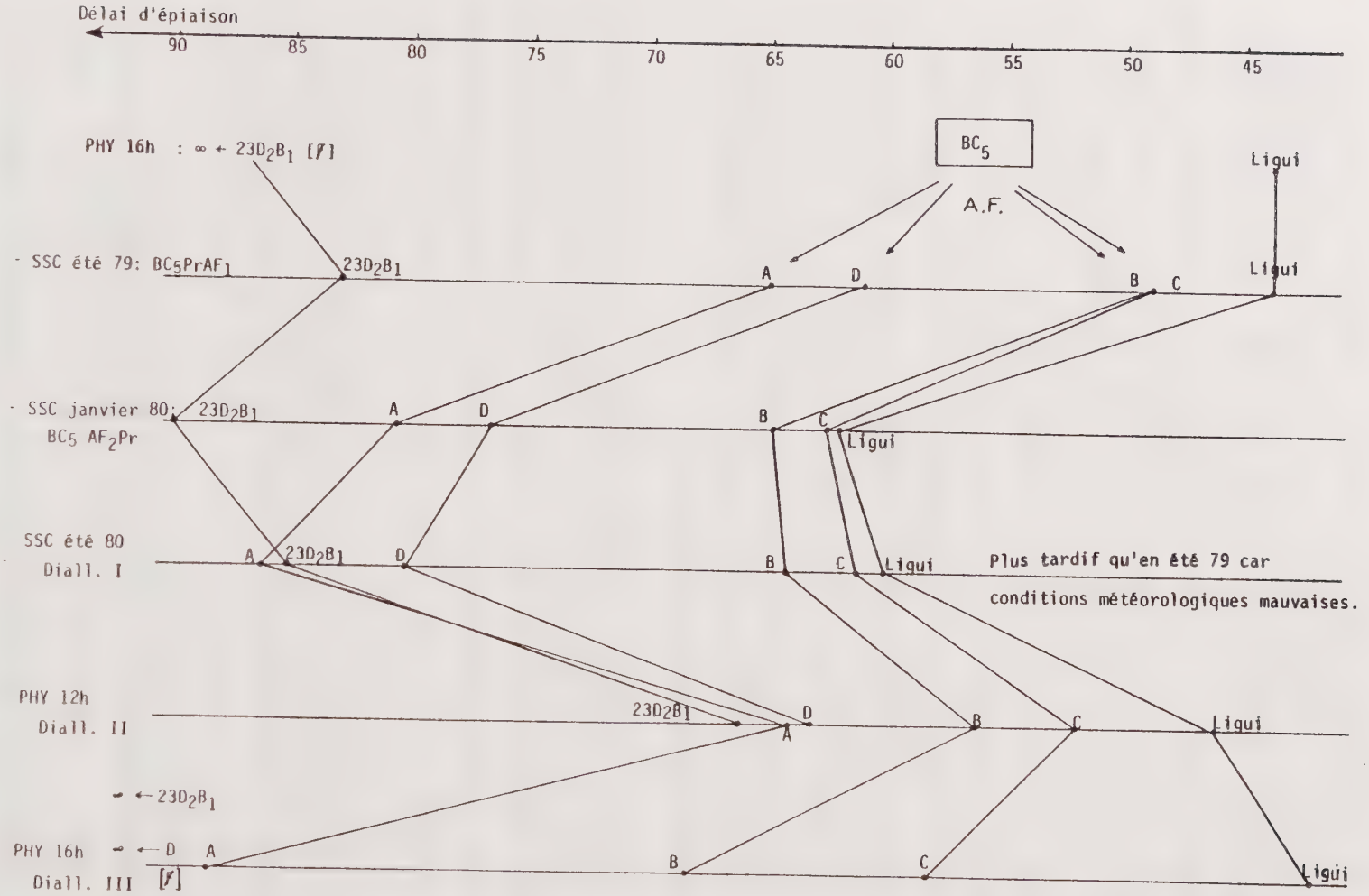


Figure 33.- Evolution de la précocité des ancêtres de A, B, C, D pendant la phase de préparation du matériel et dans les essais diallèles.

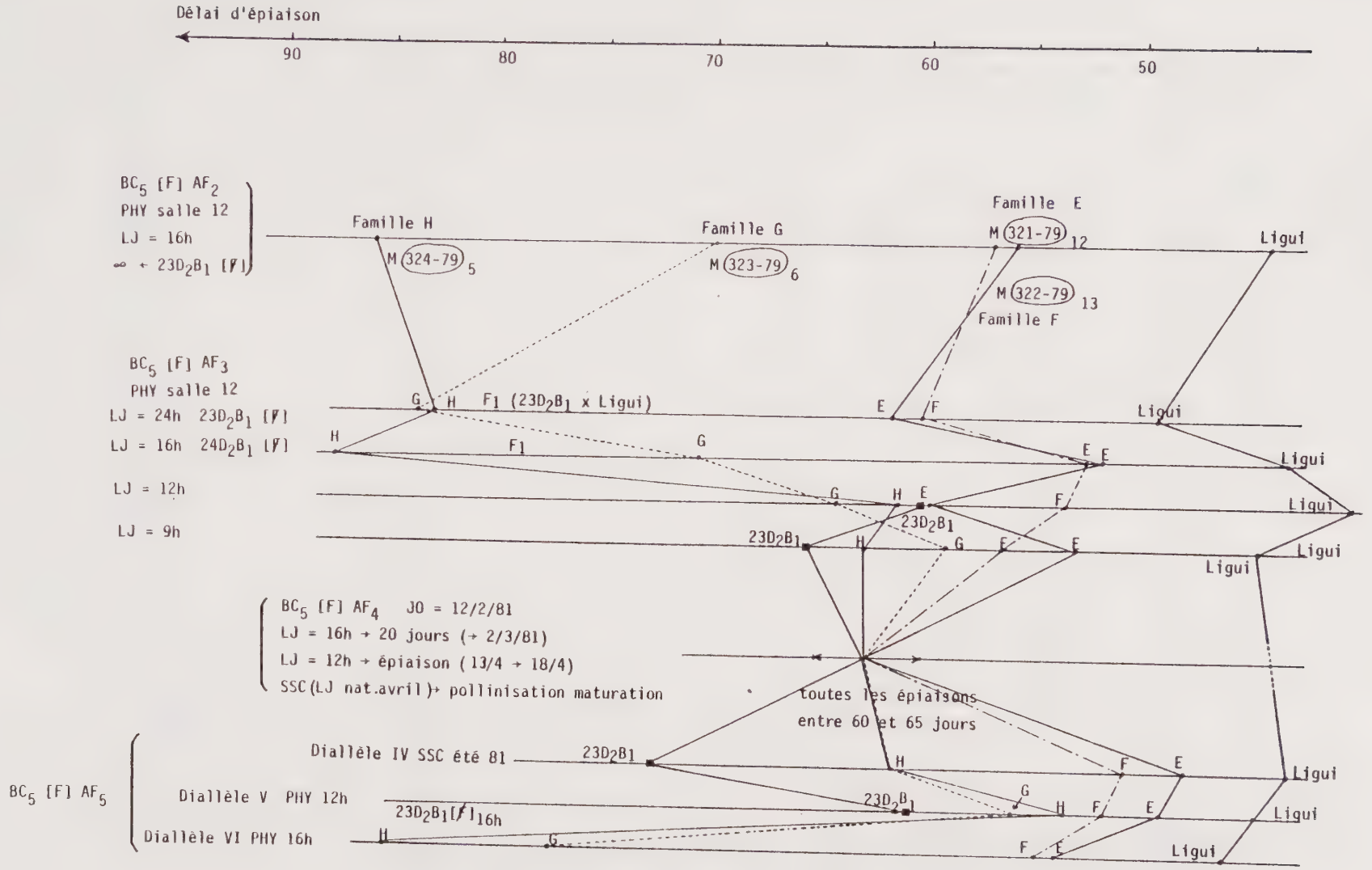


Figure 34.- Evolution de la précocité des ancêtres de E, F, G, H, pendant la phase de préparation du matériel et au cours des essais diallèles.

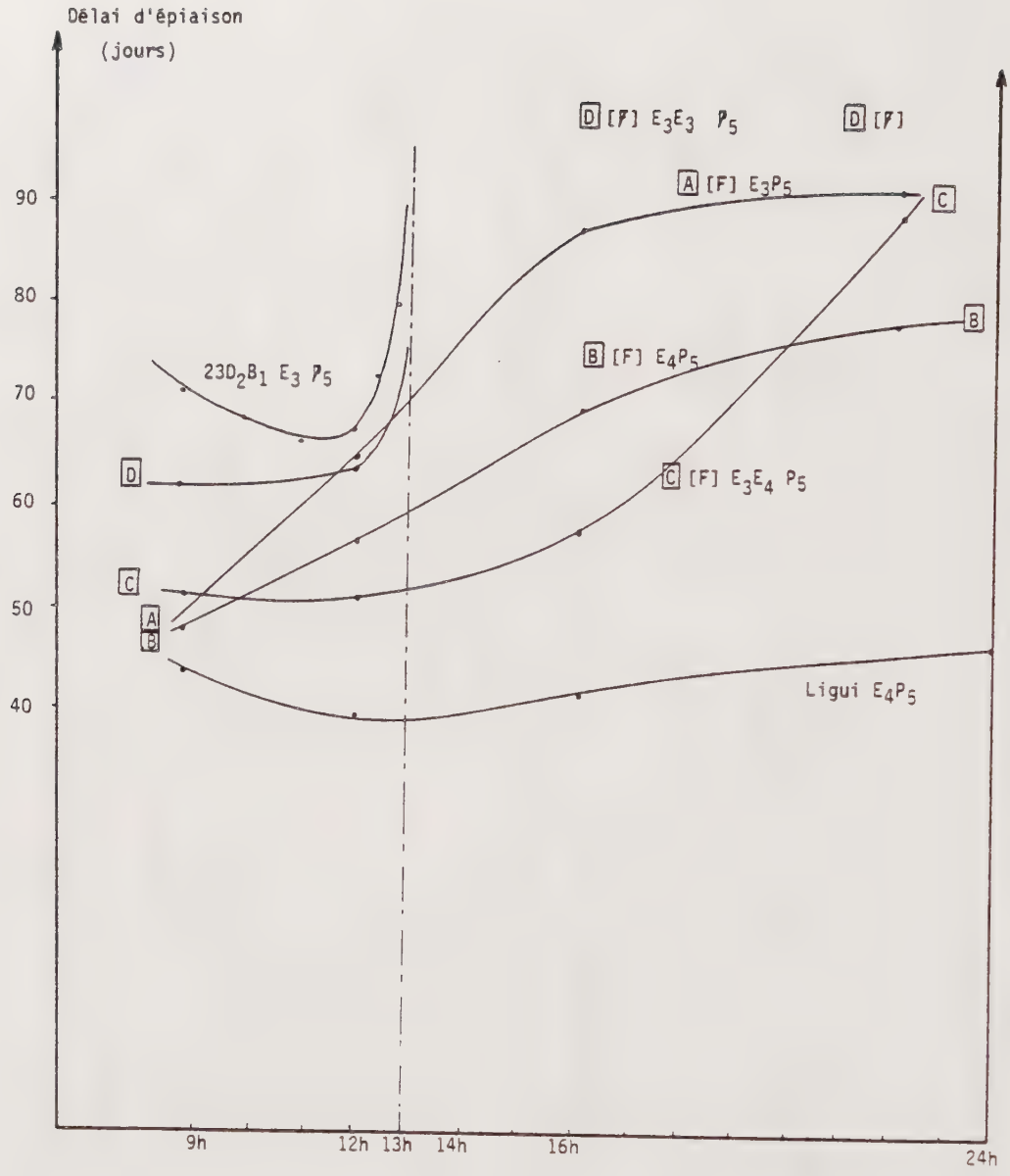


Figure 35.- Sélection de lignées précoces en 9h.

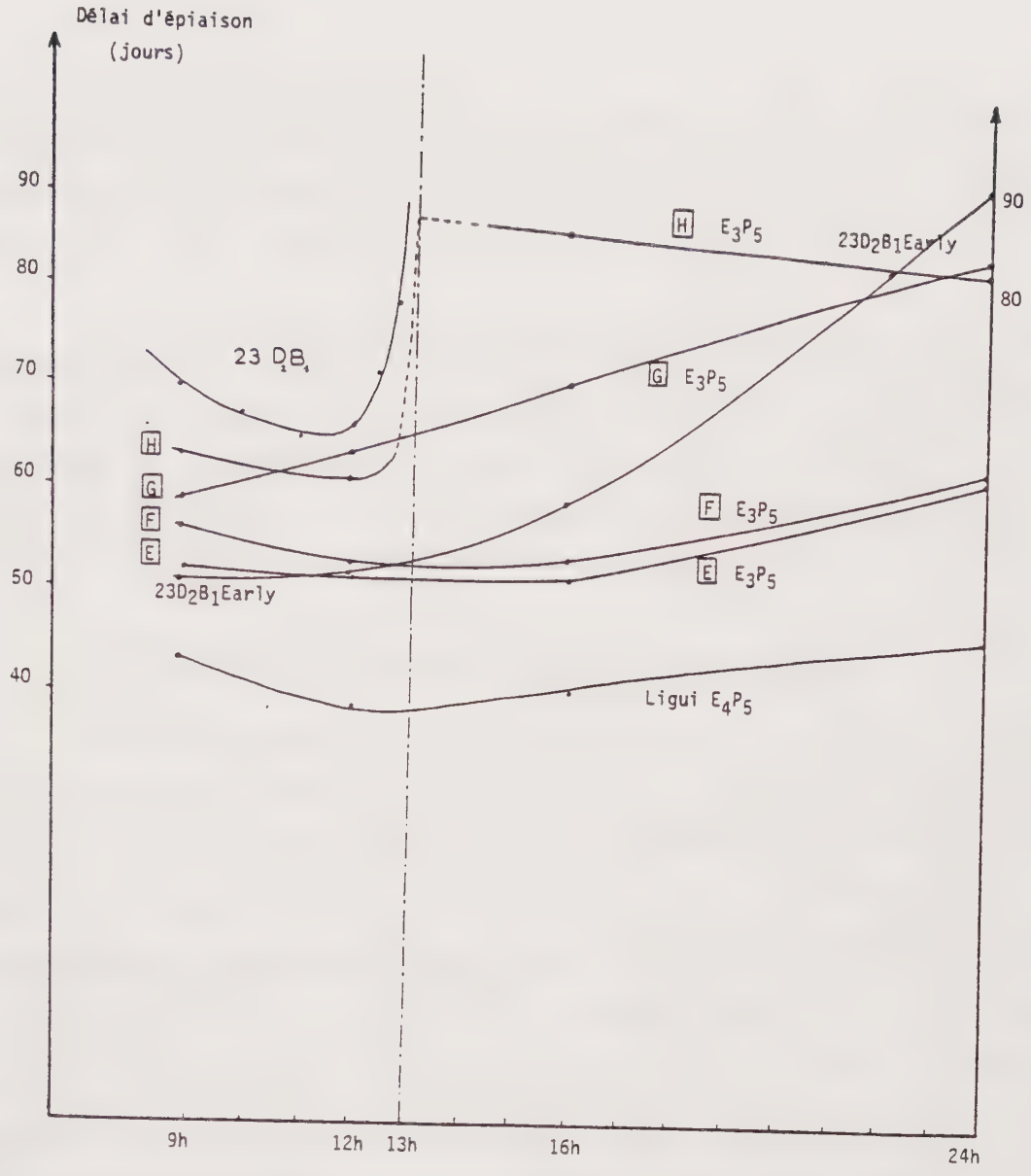


Figure 36.- Sélection de lignées florales en 16h.

plante de jours courts préférente assez comparable à celui que l'on avait trouvé chez la lignée Massue. Quant à H, bien que florale aussi bien en jours longs qu'en jours courts, elle affiche un comportement comparable à celui trouvé chez les hybrides F_1 ($23D_2B_1$ x Ligui).

Il est donc intéressant de constater qu'à partir d'un matériel de départ ($23D_2B_1$ et Ligui) qui présentait des comportements floraux extrêmes, on arrive par la méthode des back-crosses à obtenir des lignées dont les comportements floraux très divers vont du comportement insensible (E, F) au comportement sensible (D) mais aussi avec toute une série de comportements intermédiaires analogues à celui de Massue par exemple (B - C - G).

b) Analyse quantitative du caractère précocité (ETP)

Il s'agit ici d'une lecture globale du phénomène floral, incluant l'aptitude ou non à fleurir en jours longs et la précocité intrinsèque, dans les trois conditions de culture utilisées (superserre C été, Phytotron 12h, Phytotron 16h). Comme dans les études réalisées avec les lignées $23D_2B_1$, Ligui et leur hybride F_1, nous confirmons ici que l'aptitude à fleurir en jours longs est un caractère dominant, tous les hybrides entre $23D_2B_1$ et les lignées A, B, C, D, E, F, G, H étant floraux en 16h. (Le cas de l'hybride D x $23D_2B_1$ pose un problème car cet hybride est floral en 16h alors que D et $23D_2B_1$ sont non florales ; ce comportement est peut-être à rattacher à un déplacement du seuil de sensibilité photopériodique de cet hybride au-delà de 16h). On obtient dans tous les cas au minimum une ébauche de chandelle, la réalisation de la morphogenèse florale pouvant selon les cas être plus ou moins complète. (Hybrides avec B, C, D, E, F). Les hybrides avec A, G et H ont une floraison tout à fait normale en 16h.

Par contre, la précocité intrinsèque dépend en partie d'allèles récessifs. $23D_2B_1$ apparaît comme dominant pour la tardivité : cette caractéristique se lit facilement sur les graphiques d'analyse diallèle (Hayman) obtenus en condition I et IV (superserre C été 1980 et 1981) ainsi que sur les graphiques de comparaisons multiples des moyennes (cf. annexe 5). Dans le cas des graphiques III et VI obtenus en conditions de Phytotron 16h, la tardivité de $23D_2B_1$ est principalement liée à la sensibilité photopériodique

de ce génotype. Enfin, en conditions II et V (Phytotron 12h), tous les génotypes sont précoces et aucune interprétation graphique selon le modèle de Hayman n'est possible dans ce cas (pas de corrélation significative entre les valeurs de Wr et Vr).

Il est intéressant de relier ces résultats au comportement des lignées et hybrides lus sur les figures 26, 35 et 36. (Valeur de la précocité en fonction de la longueur du jour au Phytotron en salle 12). Prenons le cas des lignées E, F, G, H et de leurs hybrides avec $23D_2B_1$ (cf. figure 37). En Phytotron 16h (diallèle VI), nous trouvons par l'analyse de Hayman une situation d'additivité presque parfaite (droite de régression Wr/Vr pratiquement tangente à la parabole). Or, il faut bien voir que cette situation découle de la procédure expérimentale utilisée. La précocité moyenne des lignées E, F, G est de 60 jours environ. (Nous laisserons de côté le cas de H qui est particulier). La précocité des hybrides entre ces lignées et $23D_2B_1$ est de 90 jours environ. L'induction de $23D_2B_1$ (artificielle par passage des plantes en jours courts de 12h) s'est faite après 105 jours en 16h, ce qui confère à $23D_2B_1$ une précocité de 125 jours pour cette séquence d'événements photopériodiques. Tout ceci aboutit à une <u>situation additive</u> dans laquelle les hybrides sont pratiquement situés au milieu des parents. Mais nous aurions pu avoir une situation tout autre, avec les mêmes génotypes, si $23D_2B_1$ avait été induit plus tôt. Par exemple, une induction de $23D_2B_1$ au bout de 60 jours seulement aurait entraîné sa floraison en 90 jours environ en même temps que les hybrides F_1 et nous aurions conclu à une situation de dominance complète (droite de régression Wr/Vr passant par l'origine des axes au lieu d'être tangente à la parabole).

En condition de Phytotron 12h, nous constatons que la méthode de Hayman donne des résultats ininterprétables (pas de corrélation Wr/Vr). Or, nous savons, toujours par la représentation dans le système d'axes longueur du jour, délai d'épiaison, que dans ces conditions, tous les génotypes fleurissent de façon très groupée et que l'aptitude ou non à fleurir en jours longs ne joue plus aucun rôle dans ces conditions.

Dans le cas des lignées A, B, C, D et de leurs hybrides avec $23D_2B_1$,

on constate, comme précédemment que le graphique n'est pas interprétable en conditions de Phytotron 12h (diallèle II).

En conditions Phytotron 16h (diallèle III), on trouve une situation de dominance intermédiaire liée au fait que l'induction de $23D_2B_1$ a eu lieu plus tôt (76 jours en 16h puis 12h) que dans l'expérience précédente (diallèle VI) car tous les autres génotypes avaient déjà fleuri ou étaient induits avec une montaison bien visible. La floraison de $23D_2B_1$ a eu lieu, dans ces conditions, très peu de temps après celle des hybrides F_1 entre A, B, C, D et $23D_2B_1$, ce qui correspond bien à un cas de dominance intermédiaire.

III - ANALYSE DES CARACTÈRES GÉNÉTIQUEMENT LIÉS OU NON AU "SYSTÈME I".

a) Appréciation de la variabilité résiduelle des lignées isogéniques obtenues

Au cours des différentes analyses diallèles réalisées, nous avons pu apprécier la qualité de fixation des lignées isogéniques obtenues. La variabilité résiduelle de ces lignées a été estimée sur l'ensemble des caractères étudiés, à l'aide des variables synthètiques obtenues dans les analyses en composantes principales, soit en calculant la variabilité intra-famille pour chaque génotype, soit en calculant la moyenne de la variabilité intra-hybride F_1 possédant un parent commun. (Les calculs correspondant à ces estimations sont donnés en annexe 4).

Les résultats montrent que dans l'ensemble le matériel obtenu possède une bonne stabilité et la variabilité résiduelle observée est du même ordre de grandeur que celle des lignées parentales et en particulier de $23D_2B_1$ qui est une des lignées les plus stables que nous possédions au laboratoire. (Nous rappelons que le mil étant une plante allogame on a parfois du mal à fixer des lignées inbred stables et vigoureuses). Dans deux cas seulement, nous avons observé pour certaines lignées des variances intra-famille significativement supérieures à celles des autres lignées. Il s'agit de la lignée D au cours de l'expérience I (superserre C, été 1980) et de la

lignée A au cours de l'expérience III (Phytotron 16h). Mais, même dans ces cas là, la variabilité observée restait faible et l'on peut se demander s'il s'agit d'une variance génétique résiduelle ou d'une interaction génotype x environnement puisque cette variance ne s'est pas manifestée dans toutes les conditions de milieu étudiées. Dans le cas où il s'agirait d'une variance génétique résiduelle, il faudrait peut-être la rapprocher du fait que les lignées précoces (A, B, C, D) n'ont subi que trois générations d'autofécondation alors que les lignées florales en 16h ont subi cinq générations d'autofécondation.

Toutefois, mises à part les 2 exceptions signalées précédemment, la stabilité de réponse du matériel justifie a posteriori l'appellation de "lignée" et l'usage qu'il en a été fait dans des analyses diallèle..

b) Analyse sur des marqueurs qualitatifs

Comme nous l'avons déjà exposé, (§ C, I), nous avons, tout au long du processus de sélection étudié un certain nombre de marqueurs qualitatifs. Certains étaient des marqueurs biochimiques (estérases carboxyliques - péroxydases cathodiques), d'autres des marqueurs architecturaux (nanisme lié au gène d_2), ou enfin des marqueurs de coloration (couleur des graines). Le tableau 21 donne le bilan des caractéristiques observées sur l'ensemble des lignées isogéniques à l'issue du processus de sélection. Il ressort de ce tableau que l'on a pu, pour la plupart des marqueurs étudiés, fixer des génotypes qui soient réellement isogéniques de $23D_2B_1$ (lignées A, E, G, H). Par contre, pour le marqueur péroxydase, il n'a pas été possible d'obtenir de recombinants précoces ou insensibles à la longueur du jour qui soient porteurs des allèles de $23D_2B_1$ (phénotype P_5). Les plantes ayant conservé un comportement floral comparable à celui du parent Ligui ont toujours été porteuses des allèles de ce parent (phénotype P_5).Ce résultat nous semble très intéressant et nous y reviendrons par la suite.

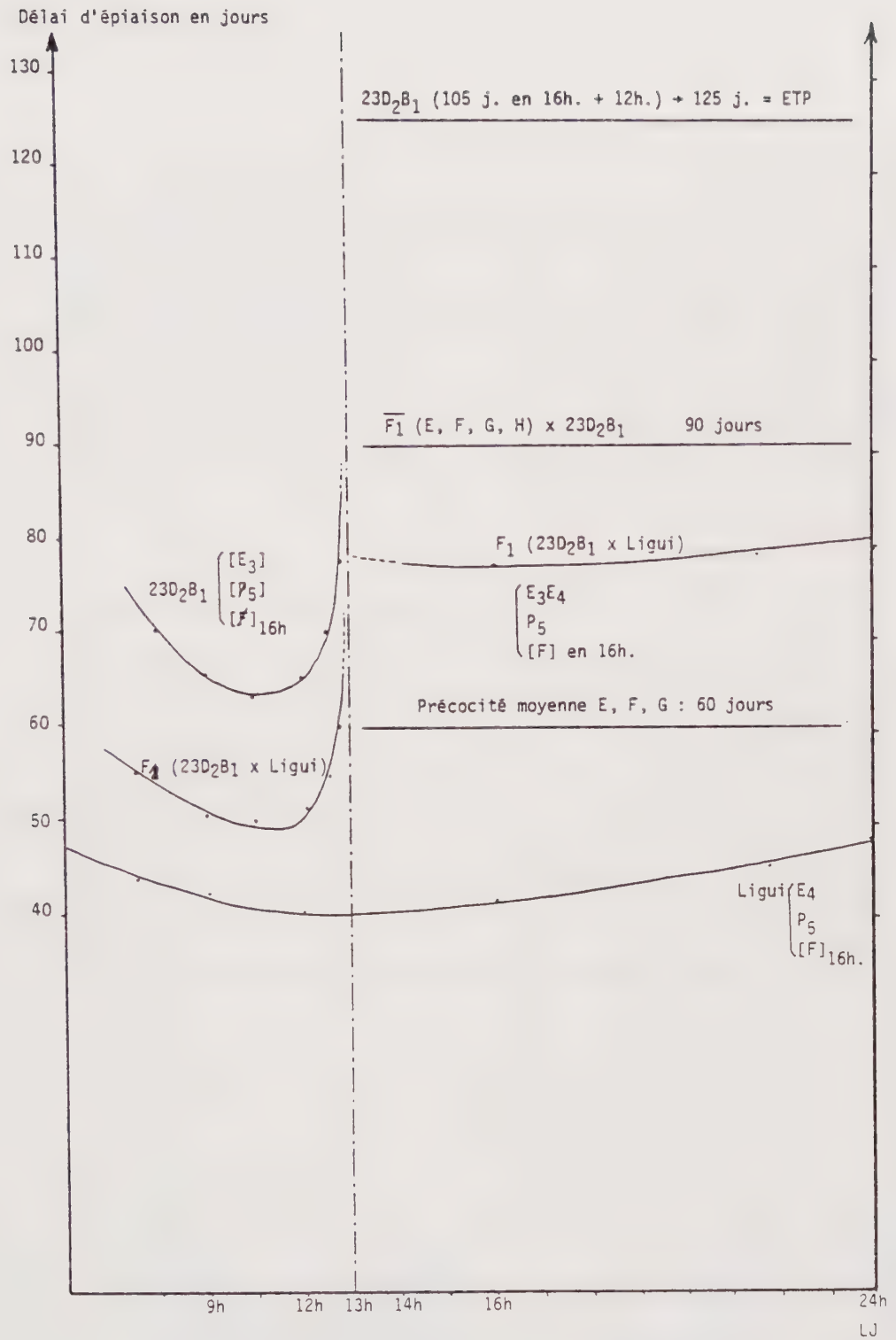


Figure 37.- Interprétation des analyses de Hayman réalisées sur les lignées $[F]_{16h}$ en relation avec le comportement floral de ces lignées, de $23D_2B_1$ et de leurs hybrides en Phytotron pour les différentes longueur de jour.

				9 H				16 H			
	LIGUI	$23D_2B_1$	F_1	A	B	C	D	E	F	G	H
Estérase 1 locus 2 allèles	— E_4	— E_3	— — —	— E_3	— E_4	— — —	— E_3	— E_3	— E_3	— E_3	— E_3
Péroxydase [P_5] 2 locus complémentaires indépendants 2 all./locus	P_5	P_5	P_5	P_5	P_5	P_5	P_5	P_5	P_5	P_5	P_5
Nanisme D_2 1 locus 2 allèles $D_2 > d_2$	D_2D_2	d_2d_2 nain à entre-noeuds courts	D_2d_2	d_2d_2	d_2D_2	d_2D_2	d_2d_2	d_2d_2	D_2D_2	d_2d_2	d_2d_2
Couleur du grain déterminisme non étudié	gris bleu	jaune	gris bleu	gris bleu	gris bleu	gris bleu	jaune	jaune	jaune	jaune	jaune bleu

Tableau 21. - Caractères qualitatifs observés sur les lignées isogéniques.

c) Analyse sur les caractères quantitatifs

① Synthèse des résultats des analyses en composantes principales

L'ensemble des représentations graphiques obtenues à l'issue des analyses en composantes principales (figures 38 à 43) et des valeurs moyennes des mesures des caractères ayant le plus contribué à la structuration de la variabilité globale (tableaux 22 à 27) permet de se faire une idée assez précise du comportement des différentes lignées isogéniques étudiées par rapport aux parents de départ.

En conditions de Superserre en été et de Phytotron longueur de jour = 12h, la précocité intrinsèque semble être le caractère le plus structurant de la variabilité globale. Il existe toujours une forte corrélation entre ce caractère et le nombre de feuilles, le diamètre de la tige et la longueur de la chandelle (opposition des phénotypes proches de $23D_2B_1$ et de ceux proches de Ligui). En condition de Phytotron 16h, on retrouve toujours le caractère précocité mais qui, cette fois-ci, fait intervenir la caractéristique sensibilité photopériodique en plus de la précocité intrinsèque (fortes corrélations (ETP, FLO) et (RGD, FLO)).

Dans ces représentations, la diversité de comportement des différentes lignées ressort nettement : B et C sont précoces et ont conservé beaucoup de caractéristiques du parent Ligui ; à l'opposé, A et D sont plus tardives et ressemblent beaucoup au parent $23D_2B_1$.

Dans le groupe des lignées florales en 16h, on constate en premier une grande similitude de comportement entre la lignée E et la lignée $23D_2B_1$ Early sélectionnée à Tifton par Burton*.Le comportement de cette dernière est remarquable dans les conditions de Phytotron 16h puisque Burton l'a sélectionnée uniquement sur des critères de précocité en conditions de longueur de jour naturelle (LJ $\leqslant$ 14h). Un phénomène analogue à celui observé pour les lignées A, B et C s'est donc produit pour cette lignée qui a acquis l'aptitude à fleurir en jours longs en même temps que la précocité. Nous avons donc un argument supplémentaire pour penser qu'il existe une liaison fonctionnelle entre l'aptitude à fleurir en jours longs et la précocité intrinsèque.

* Aucune étude simultanée de C et $23D_2B_1$ Early n'a été faite.

Planche 1

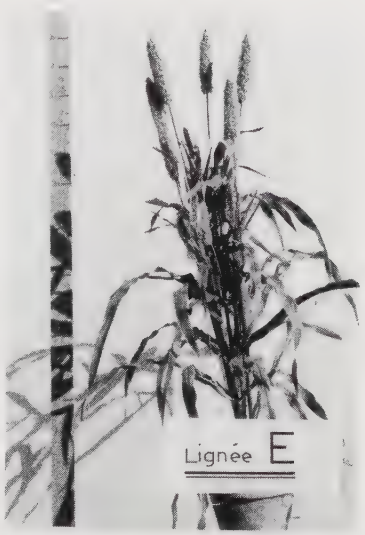
23 DB

Ax23DB

LIGUI

AxC

Planche 2



Génotype / Caractère	Ligui	$23D_2B_1$	A	B	C	D
$\overline{E\ T\ P}$ Précocité	moyennement précoce (cond. météo mauvaises) 60 jours	Tardif 85 jours	Tardif 86 jours	Moyennement précoce 64 jours	Moyennement précoce 61 jours	Tardif 80 jours
$\overline{R\ G\ D}$ Rang du drapeau	peu de feuilles 9 feuilles	beaucoup de feuilles 19 feuilles	beaucoup de feuilles 19 feuilles	Intermédiaire 13 feuilles	Intermédiaire 12 feuilles	Beaucoup de feuilles 18 feuilles
$\overline{H\ A\ M}$ Hauteur à maturité	Petite plante (85 cm)	Taille moyenne 129 cm	Taille moyenne 117 cm	Taille moyenne 132 cm	Taille moyenne 124 cm	Taille moyenne 114 cm
$\overline{L\ E\ M}$ Long. entre-noeud moy.	Entre-noeud long 15 cm	Entre-noeud court 10 cm	Entre-noeud court 11 cm	Entre-noeud long 14 cm	Entre-noeud long 16 cm	Entre-noeud court 10 cm
$\overline{D\ T}$ Diamètre de la tige	Tige fine 5,5 mm	Tige grosse 8,0 mm	Tige grosse 7,2 mm	Tige grosse 6,0 mm	Tige fine 4,5 mm	Tige grosse 7,0 mm
$\overline{L\ O\ C}$ Longueur chandelle	Chandelle courte 8 cm	Chandelle longue 14 cm	Chandelle longue 15 cm	Chandelle moyenne 13 cm	Chandelle moyenne 12 cm	Chandelle moyenne 13 cm
$\overline{L\ A\ C}$ Largeur chandelle	Chandelle large 19 mm	Chandelle large 19 mm	Chandelle étroite 16 mm	Chandelle large 19 mm	Chandelle moyenne 18 mm	Chandelle moyenne 17 mm
$\overline{L\ O\ P}$ Long. pédoncule chand.	Pédoncule moyen 25 cm	Pédoncule moyen 25 cm	Pédoncule court 24 cm	Pédoncule plus long 27 cm	Pédoncule plus court 23 cm	Pédoncule moyen 25 cm
$\overline{P\ G}$ Poids grains	Peu productif 6 g. par plante	Productif 19 g. par plante	Moyennement productif 15 g. par plante	Productif 22 g. par plante	Productif 20 g. par plante	Productif 23 g. par plante

Tableau 22 : Diallèle I [Pr] SSC été 1980.

Génotype / Caractère	Ligui	$23D_2B_1$	A	B	C	D
$\overline{E\ T\ P}$ Précocité	Très précoce 46 jours	Précoce 66 jours	Précoce 64 jours	Précoce 56 jours	Précoce 52 jours	Précoce 63 jours
$\overline{R\ G\ D}$ Rang du drapeau	Très peu de feuilles 10 feuilles	Beaucoup de feuilles 19 feuilles	Beaucoup de feuilles 16 feuilles	Intermédiaire 13 feuilles	Intermédiaire 12 feuilles	Beaucoup de feuilles 18 feuilles
$\overline{H\ A\ M}$ Hauteur à maturité	Taille moyenne 112 cm	Taille moyenne 115 cm	Petite taille 94 cm	Taille moyenne 112 cm	Assez grande taille 121 cm	Moyennement petite 106 cm
$\overline{L\ E\ M}$ Long. entre-noeud moy.	Entre-noeud long 15 cm	Entre-noeud court 10 cm	Entre-noeud très court 9 cm	Entre-noeud moyen 12 cm	Entre-noeud long 14 cm	Entre-noeud très court 8 cm
$\overline{D\ T}$ Diamètre de la tige	Tige fine 6,0 mm	Tige plus grosse 7,2 mm	Tige fine 5,6 mm	Tige fine 5,8 mm	Tige fine 6,2 mm	Tige plus grosse 7,2 mm
$\overline{L\ O\ C}$ Longueur chandelle	Chandelle courte 9 cm	Chandelle longue 17 cm	Chandelle longue 16 cm	Chandelle longue 16 cm	Chandelle assez longue 15 cm	Chandelle longue 18 cm
$\overline{L\ A\ C}$ Largeur chandelle	Chandelle large 19 mm	Chandelle moyenne 17 mm	Chandelle étroite 15 mm	Chandelle étroite 15 cm	Chandelle étroite 15 cm	Chandelle moyenne 16 cm
$\overline{L\ O\ P}$ Long. pédoncule chand.	Pédoncule moyen 28 cm	Pédoncule moyen 28 cm	Pédoncule court 26 cm	Pédoncule long 32 cm	Pédoncule long 35 cm	Pédoncule court 25 cm

Tableau 23 : Diallèle II [Pr] PHY Salle 12 (L.J.= 12heures)

Génotype / Caractère	Ligui	$23D_2B_1$	A	B	C	D
$\overline{E\ T\ P}$ Précocité	Très précoce 42 jours	L.J. 16h. p^{dt} 76 jours puis L.J. 12h. Tardif 102 jours	Tardif 88 jours	Moyennement précoce 68 jours	Assez précoce 58 jours	L.J. 16h. p^{dt} 76 jours puis L.J. 12h. Tardif 109 jours
$\overline{R\ G\ D}$ Rang du drapeau	Peu de feuilles 14 feuilles	Beaucoup de feuilles 38 feuilles	Beaucoup de feuilles 30 feuilles	Intermédiaire 23 feuilles	Peu de feuilles 18 feuilles	Beaucoup de feuilles 35 feuilles
$\overline{H\ A\ M}$ Hauteur à maturité	Petite taille 106 cm	Taille moyenne 163 cm	Taille moyenne 137 cm	Grande taille 204 cm	Taille moyenne 166 cm	Taille moyenne 159 cm
$\overline{L\ E\ M}$ Long. entre-noeud moy.	Entre-noeud long 14 cm	Entre-noeud court 3 cm	Entre-noeud court 5 cm	Entre-noeud long 12 cm	Entre-noeud long 12 cm	Entre-noeud court 4 cm
$\overline{D\ T}$ Diamètre de la tige	Tige fine 8 mm	Tige grosse 16 mm	Tige moyenne 12 mm	Tige moyenne 10 mm	Tige fine 8 mm	Grosse tige 14 mm
$\overline{L\ O\ C}$ Longueur chandelle	Chandelle courte 10 cm	Chandelle longue 17 cm	Chandelle longue 18 cm	Chandelle longue 20 cm	Chandelle longue 17 cm	Chandelle longue 19 cm
$\overline{L\ A\ C}$ Largeur chandelle	Chandelle large 17 mm	Chandelle large 17 mm	Chandelle large 18 mm	Chandelle moyenne 15 mm	Chandelle étroite 14 mm	Chandelle large 16 mm
$\overline{L\ O\ P}$ Long. pédoncule chand.	Pédoncule moyen 20 cm	Pédoncule moyen 25 cm	Pédoncule moyen 24 cm	Pédoncule long 31 cm	Pédoncule moyen 25 cm	Pédoncule moyen 22 cm

Tableau 24 : Diallèle III [Pr]' PHY Salle 12 (L.J.= 16 heures)

Génotype / Caractère	Ligui	$23D_2B_1$	$23D_2B_1$ Early	E	F	G	H
$\overline{E\ T\ P}$ Précocité	Très précoce 43 jours	Tardif 73 jours	Précoce 49 jours	Précoce 48 jours	Précoce 51 jours	Moyennement précoce 61 jours	Moyennement précoce 61 jours
$\overline{R\ G\ D}$ Rang du drapeau	Très peu de feuilles 9 feuilles	Beaucoup de feuilles 20 feuilles	Intermédiaire 13 feuilles	Intermédiaire 12 feuilles	Intermédiaire 12 feuilles	Intermédiaire 13 feuilles	Assez nombreuses 15 feuilles
$\overline{H\ A\ M}$ Hauteur à maturité	Taille moyenne 127 cm	Assez grand 166 cm	Taille moyenne 115 cm	Petite taille 79 cm	Assez grand 140 cm	Petite taille 82 cm	Petite taille 104 cm
$\overline{L\ E\ M}$ Long. entre-noeud moy.	Entre-noeud très long 18 cm	Entre-noeud court 9 cm	Entre-noeud moyen 11 cm	Entre-noeud très court 7 cm	Entre-noeud long 15 cm	Entre-noeud court 8 cm	Entre-noeud court 8 cm
$\overline{D\ T}$ Diamètre de la tige	Tige fine 6 mm	Grosse tige 10 mm	Tige fine 6 mm	Tige fine 6 mm	Tige fine 6 mm	Tige moyenne 8 mm	Tige moyenne 8 mm
$\overline{L\ O\ C}$ Longueur chandelle	Chandelle courte 8 cm	Chandelle longue 17 cm	Chandelle moyenne 13 cm	Chandelle courte 11 cm	Chandelle moyenne 14 cm	Chandelle longue 18 cm	Chandelle longue 18 cm
$\overline{L\ A\ C}$ Largeur chandelle	Chandelle large 20 mm	Chandelle large 19 mm	Chandelle étroite 15 mm	Chandelle étroite 15 mm	Chandelle moyenne 17 mm	Chandelle moyenne 16 mm	Chandelle moyenne 16 mm
$\overline{L\ O\ P}$ Long. pédoncule chand.	Pédoncule long 28 cm	Pédoncule long 30 cm	Pédoncule moyen 24 cm	Pédoncule long 26 cm	Pédoncule long 26 cm	Pédoncule moyen 25 cm	Pédoncule moyen 25 cm
$\overline{P\ G}$ Poids grains	Productif 38 g. par plante	Productif 40 g. par plante	Moyennement productif 32 g. par plante	Productif 40 g. par plante	Productif 40 g. par plante	Peu productif 20 g. par plante	Peu productif 20 g. par plante

Tableau 25 : Diallèle IV [F] SSC été 1981.

Génotype / Caractère	Ligui	$23D_2B_1$	$23D_2B_1$ Early	E	F	G	H
$\overline{E\ T\ P}$ Précocité	Très précoce 44 jours	Moyennement précoce 61 jours	Précoce 52 jours	Précoce 49 jours	Précoce 51 jours	Moyennement précoce 56 jours	Précoce 53 jours
$\overline{R\ G\ D}$ Rang du drapeau	Très peu de feuilles 9 feuilles	Beaucoup de feuilles 16 feuilles	Intermédiaire 14 feuilles	Intermédiaire 14 feuilles	Intermédiaire 13 feuilles	Intermédiaire 13 feuilles	Beaucoup de feuilles 15 feuilles
$\overline{H\ A\ M}$ Hauteur à maturité	Moyenne 93 cm	Assez grande 103 cm	Courte 80 cm	Très courte 71 cm	Assez grande 111 cm	Courte 78 cm	Courte 87 cm
$\overline{L\ E\ M}$ Long. entre-noeud moy.	Assez long 12 cm	Moyennement long 8 cm	Moyennement long 8 cm	Court 6 cm	Assez long 10 cm	Moyennement long 9 cm	Moyennement long 8 cm
$\overline{D\ T}$ Diamètre de la tige	Tige fine 5 mm	Tige moyenne 7 mm	Tige fine 5 mm	Tige moyenne 6 mm	Tige moyenne 6 mm	Tige moyenne 7 mm	Tige moyenne 7 mm
$\overline{L\ O\ C}$ Longueur chandelle	Chandelle très courte 9 cm	Chandelle longue 15 cm	Chandelle assez longue 13 cm	Chandelle assez longue 11 cm	Chandelle longue 15 cm	Chandelle longue 15 cm	Chandelle longue 15 cm
$\overline{L\ A\ C}$ Largeur chandelle	Chandelle large 18 mm	Chandelle moyenne 14 mm	Chandelle étroite 11 mm	Chandelle moyenne 14 mm	Chandelle large 16 mm	Chandelle moyenne 13 mm	Chandelle large 15 mm
$\overline{L\ O\ P}$ Long. pédoncule chand.	Pédoncule moyen 17 cm	Pédoncule long 22 cm	Pédoncule moyen 17 cm	Pédoncule long 20 cm	Pédoncule moyen 17 cm	Pédoncule long 23 cm	Pédoncule long 22 cm

Tableau 26 : Diallèle V [F] PHY Salle 12 (L.J.= 12heures)

Génotype / Caractère	Ligui	$23D_2B_1$	$23D_2B_1$ Early	E	F	G	H
$\overline{E\ T\ P}$ Précocité	Très précoce 46 jours	L.J.16h. pdt 105 jours puis L.J. 12h Tardif 125 jours	Précoce 58 jours	Précoce 54 jours	Précoce 55 jours	Moyennement précoce 77 jours	Moyennement précoce 85 jours
$\overline{R\ G\ D}$ Rang du drapeau	Très peu de feuilles 11 feuilles	Beaucoup de feuilles 38 feuilles	Intermédiaire 16 feuilles	Intermédiaire 17 feuilles	Intermédiaire 16 feuilles	Beaucoup de feuilles 22 feuilles	Beaucoup de feuilles 24 feuilles
$\overline{H\ A\ M}$ Hauteur à maturité	Moyenne 116 cm	Moyenne 116 cm	Moyenne 138 cm	Courte 92 cm	Grande 162 cm	Courte 98 cm	Courte 109 cm
$\overline{L\ E\ M}$ Long. entre-noeud moy.	Entre-noeud long 15 cm	Entre-noeud court 4 cm	Entre-noeud moyen 9 cm	Entre-noeud court 5 cm	Entre-noeud long 14 cm	Entre-noeud court 4 cm	Entre-noeud court 4 cm
$\overline{D\ T}$ Diamètre de la tige	Tige fine 7 mm	Tige grosse 14 mm	Tige fine 8 mm	Tige fine 9 mm	Tige fine 8 mm	Tige assez grosse 14 mm	Tige moyenne 10 mm
$\overline{L\ O\ C}$ Longueur chandelle	Chandelle courte 10 cm	Chandelle courte 12 cm	Chandelle longue 18 cm	Chandelle moyenne 14 cm	Chandelle longue 19 cm	Chandelle longue 19 cm	Chandelle longue 19 cm
$\overline{L\ A\ C}$ Largeur chandelle	Chandelle large 21 mm	Chandelle étroite 11 mm	Chandelle étroite 13 mm	Chandelle moyenne 16 mm	Chandelle moyenne 17 mm	Chandelle moyenne 15 mm	Chandelle moyenne 16 mm
$\overline{L\ O\ P}$ Long. pédoncule chand.	Pédoncule moyen 19 cm	Pédoncule court 7 cm	Pédoncule long 32 cm	Pédoncule assez long 25 cm	Pédoncule assez long 24 cm	Pédoncule assez long 27 cm	Pédoncule assez long 26 cm

Tableau 27: Diallèle VI [F] PHY Salle 12 (L.J.= 16 heures)

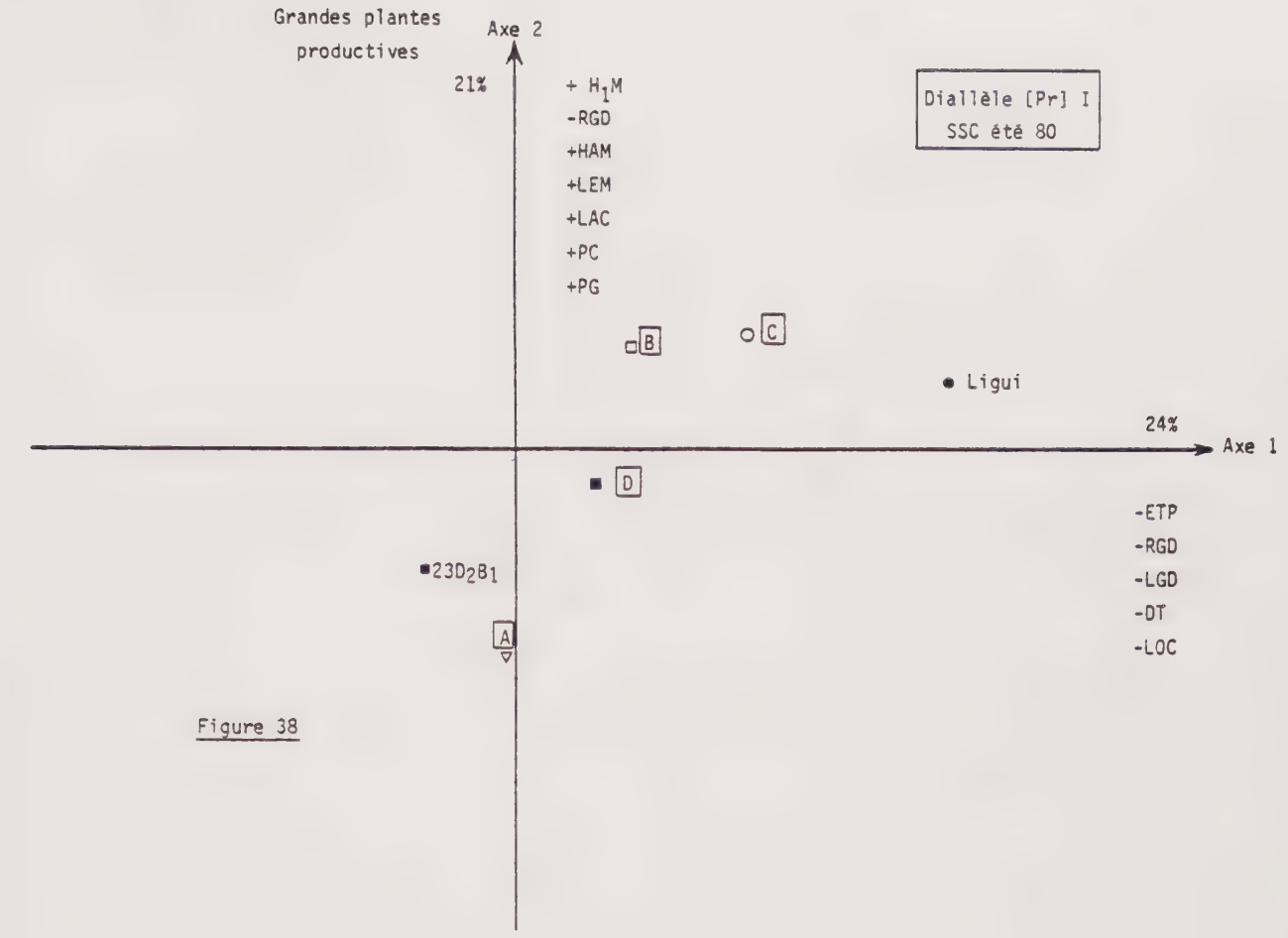


Figure 38

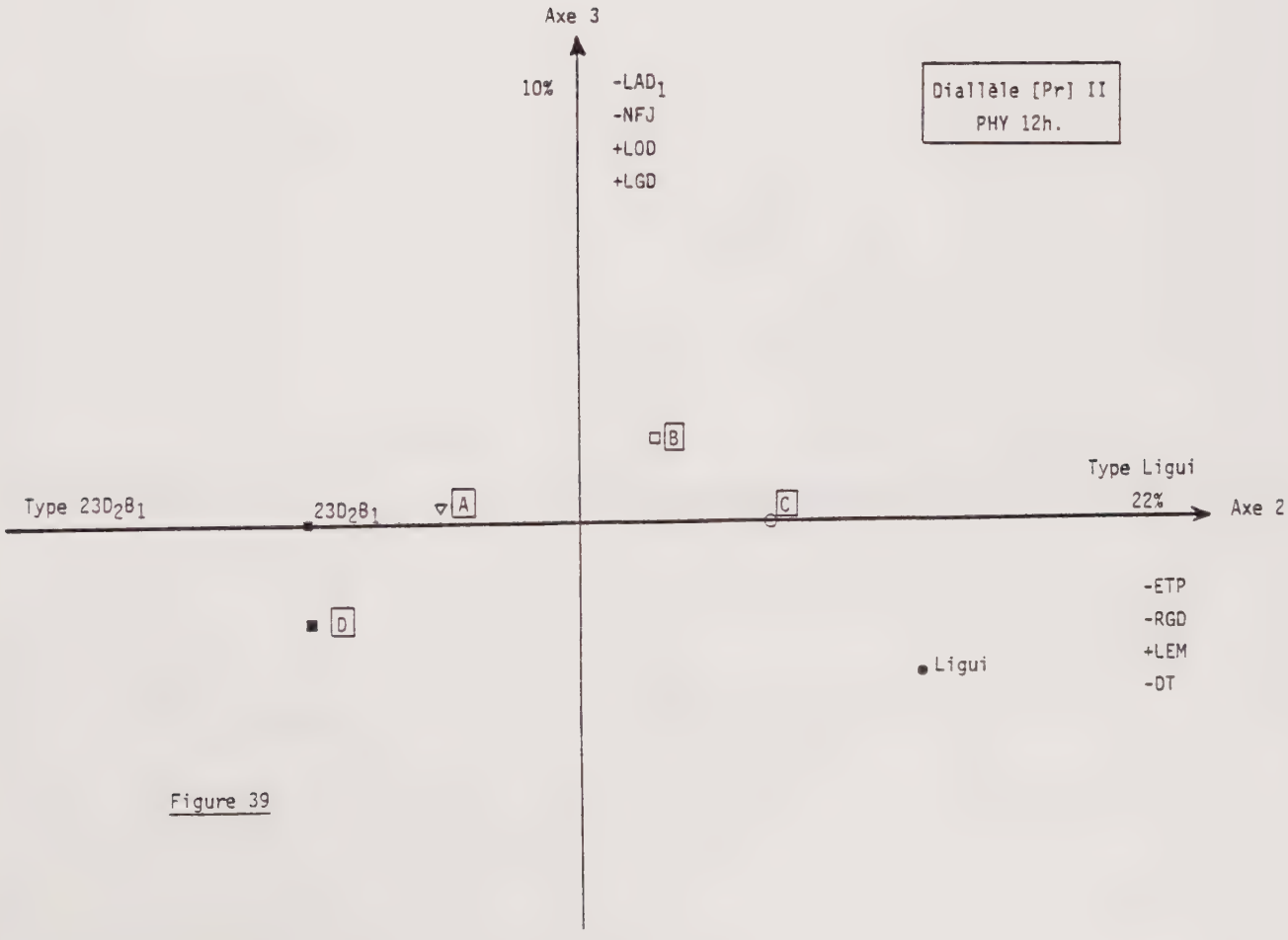


Figure 39

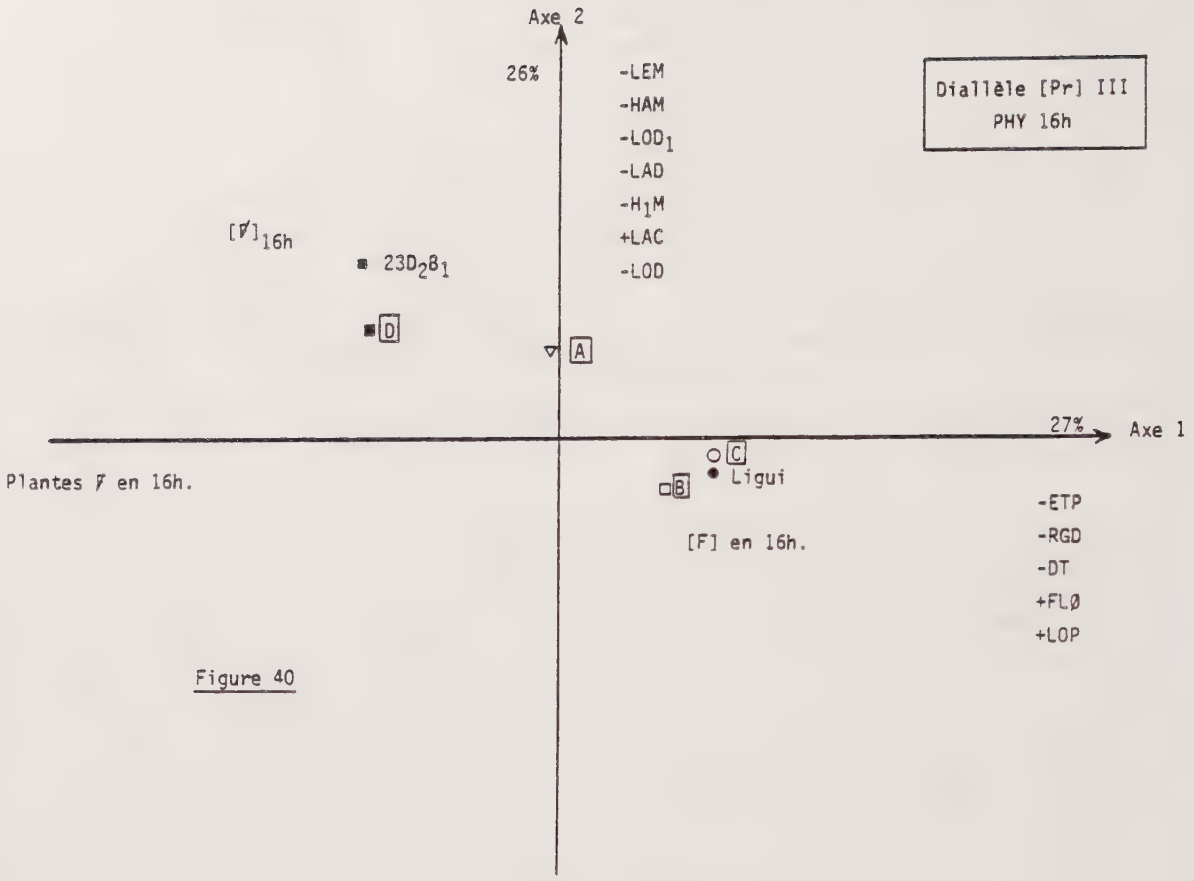


Figure 40

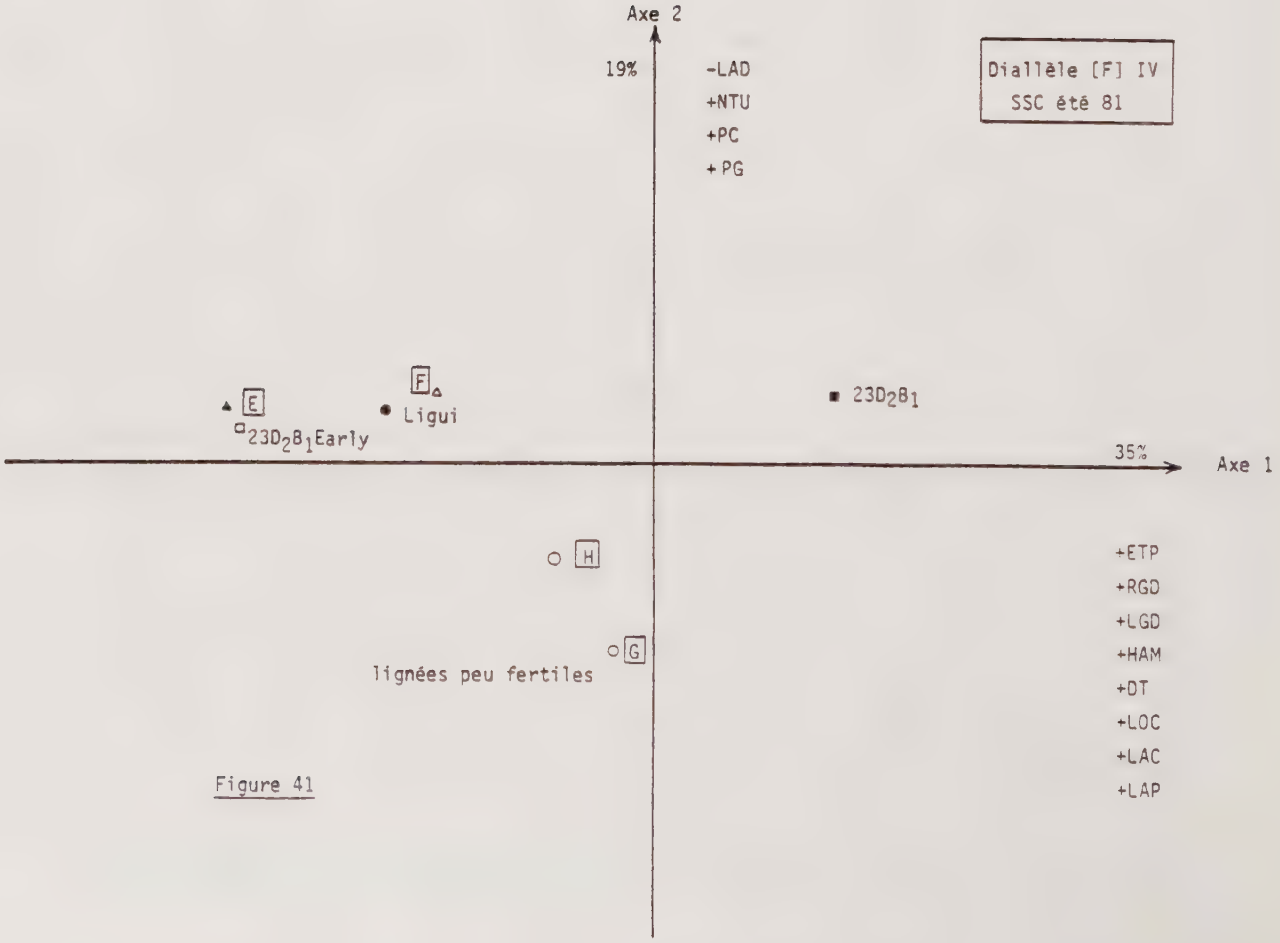


Figure 41

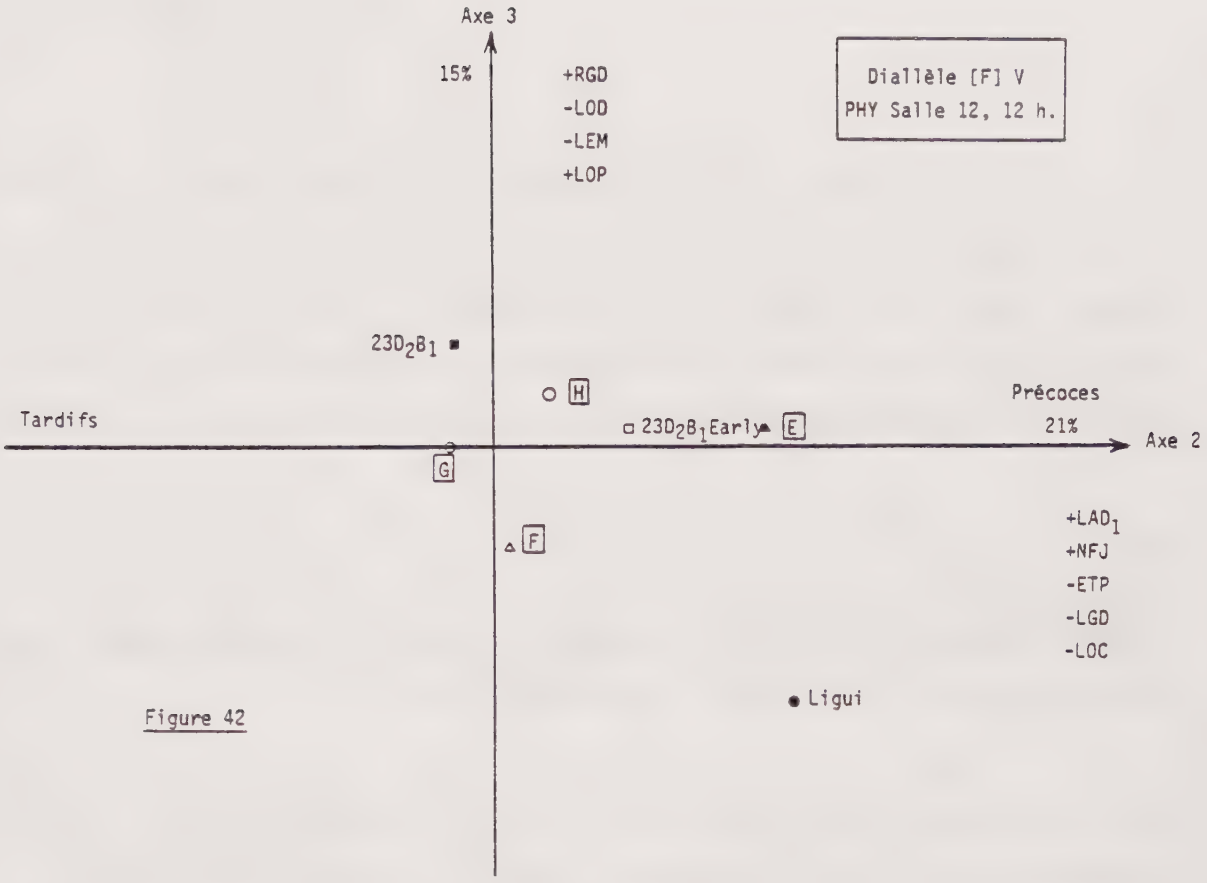


Figure 42

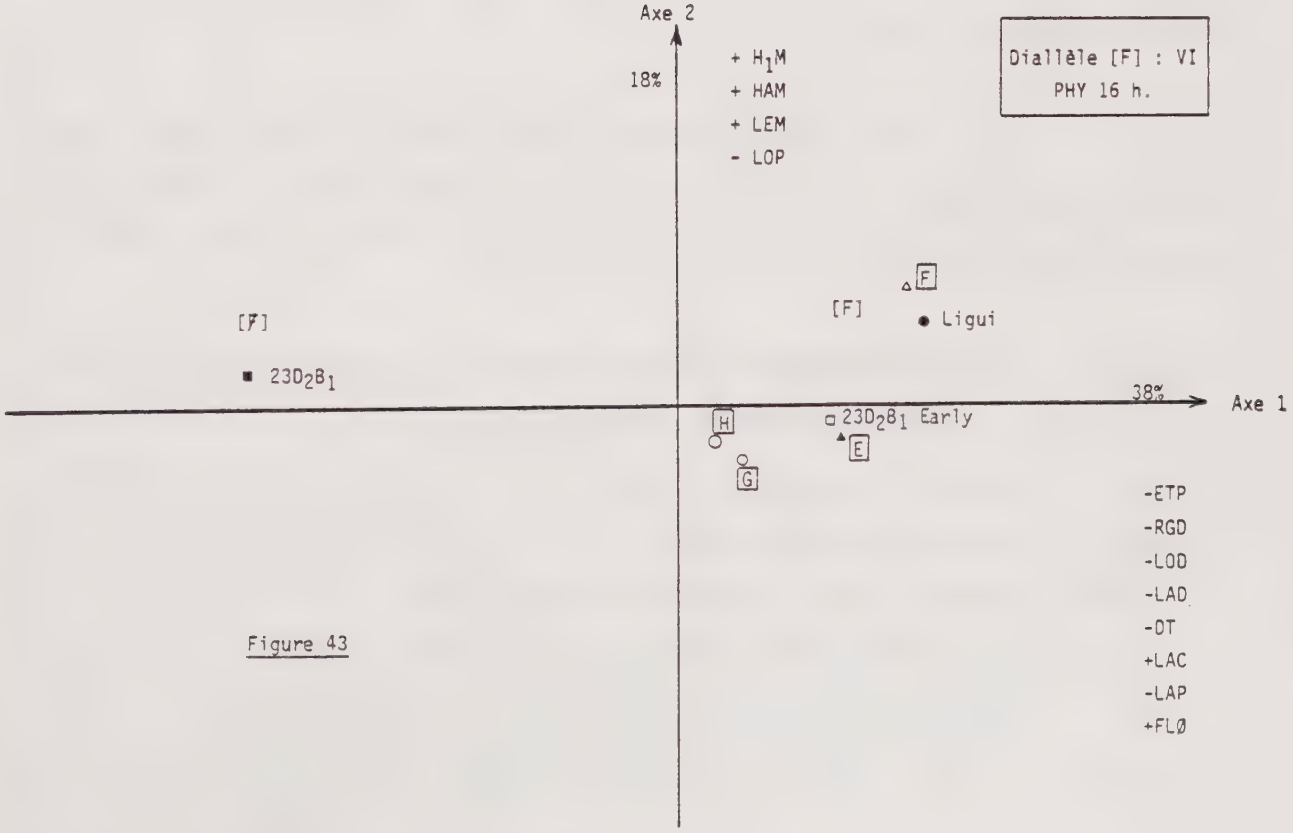


Figure 43

Sur le plan de l'architecture et de la morphologie de la plante, on peut dire que la lignée F est la plus proche du parent Ligui et ceci, principalement du fait qu'elle a fixé la nanisme D_2D_2 de ce génotype (entre-noeuds longs). Les lignées G et H ressemblent beaucoup au parent $23D_2B_1$. Quant à E, c'est une lignée qui a beaucoup de caractères du parent $23D_2B_1$ mais avec un nanisme encore plus accentué (lignée super-naine).

Le degré d'isogénie de toutes ces lignées avec $23D_2B_1$ se lit bien en conditions de Phytotron longueur de jour = 12h (figure 42) lorsque $23D_2B_1$ ne s'individualise plus à cause de ses caractéristiques florales (plante tardive et sensible à la longueur du jour). Toutes les lignées isogénitques sont alors regroupées autour de $23D_2B_1$.

Par contre, en conditions de Phytotron longueur de jour = 16h, on visualise bien la transmission de l'aptitude à fleurir en jours longs du parent Ligui aux lignées isogéniques (figure 43). Cette illustration de l'interaction génotype - environnement montre bien l'importance d'une analyse faisant intervenir des conditions de milieu aussi variées que possible afin de pouvoir décrire au maximum le déploiement universel d'un génotype donné, c'est-à-dire l'ensemble des phénotypes possibles à partir de ce génotype (Waddington, 1957).

Dans le cas du génotype $23D_2B_1$ Early dont le parent donneur de précocité n'était pas Ligui (Burton, 1981), on constate que la lignée isogénique obtenue est pourtant très comparable à la lignée E. On peut interpréter ce résultat de deux manières différentes :

- soit le déterminisme de la précocité du donneur utilisé par Burton est très proche de celui de Ligui,

- soit la diversité des phénotypes précoces insensibles à la longueur du jour potentiellement réalisables à partir du génotype $23D_2B_1$ est limitée quelqu'en soit le déterminisme génétique.

Lignée / Diallèle	A	B	C	D	$23D_2B_1$
I SSC été	+ 4,49	- 4,12	- 6,30	- 0,82	+ 6,75
II PHY 12 h.	+ 1,23	- 1,63	- 3,74	+ 1,40	+ 2,74
III PHY 16 h.	+ 1,01	- 5,34	- 12,24	+ 4,62	+ 11,94
Donneur de :	tardivité	Précocité	Précocité	tardivité	tardivité

Tableau 28. - Estimation de l'effet moyen AGC ($\hat{g}i$) pour les lignées A, B, C, D, $23D_2B_1$ (caractère ETP)

Lignée / Condition	E	F	G	H	$23D_2B_1$
IV SSC été	- 5,89	- 3,40	- 0,06	0,17	9,17
V PHY 12 h.	- 2,63	- 1,58	0,60	0,64	2,98
VI PHY 16 h.	- 10,49	- 11,52	- 2,02	1,12	22,91
Donneur de :	Précocité	Précocité		Tardivité	Tardivité

Tableau 29. - Estimation de l'effet moyen AGC ($\hat{g}i$) pour les lignées E, F, G, H, $23D_2B_1$ (Caractère ETP).

Les valeurs des tableaux (positives ou négatives) sont exprimées en jours. Elles indiquent l'effet moyen de chaque lignée par rapport à la moyenne générale de chaque essai. Si la valeur est négative la lignée transmet un effet additif de précocité. Si la valeur est positive la lignée transmet un effet additif de tardivité.

② Synthèse des analyses diallèles (méthode de Griffing)

Ces analyses montrent clairement que parmi les lignées isogéniques précoces, la lignée C ressort comme étant celle qui présente de façon additive l'aptitude maximale à transmettre la précocité dans les croisements quelles que soient les conditions de milieu utilisées (cf. tableau 28 et figures 44-45). De tous les hybrides F_1 réalisés on constate que celui avec $23D_2B_1$ manifeste un comportement particulier spécialement en longueur de jour = 16h où la dominance du comportement floral de C en 16h n'est pas nette (mauvaise réalisation de la morphogenèse florale). A l'opposé, la lignée parentale $23D_2B_1$ transmet de façon additive la tardivite (cf. tableau 28 et figure 46).

Au niveau des lignées florales en 16h, un résultat inattendu a été trouvé en conditions de Phytotron longueur de jour = 16h (diallèle VI). En effet, (cf. figure 47) dans ces conditions de milieu, on constate que E et F donnent avec $23D_2B_1$ des hybrides présentant de fortes anomalies florales, alors que G et H donnent des hybrides avec $23D_2B_1$ qui fleurissent parfaitement normalement. Cette situation se traduit de façon très nette au niveau des estimations des aptitudes spécifiques à la combinaison (A.S.C.) $\hat{s}ij$ des lignées E, F, G, H avec $23D_2B_1$ lues sur les coordonnées de l'axe 1 ($s_{E,23D_2B_1} = -0,71$; $s_{F,23D_2B_1} = -1,88$; $s_{G,23D_2B_1} = +0,91$; $s_{H,23D_2B_1} = +0,85$).

Pour ce qui est de la précocité, (cf. tableau 29), E et F sont des donneurs additifs de la précocité alors que H et $23D_2B_1$ transmettent de façon additive la tardivité.

Les hybrides réciproques entre E et $23D_2B_1$ qui ont été testés dans les diallèles entre lignées florales en 16h ont eu des comportements non significativement différents et l'on ne peut donc pas mettre en évidence d'effet maternel pour ce croisement. Ce qui est logique dans la mesure où la lignée E possède le même cytoplasme B_1 que $23D_2B_1$.

③ Synthèse des analyses diallèles (méthode de Hayman).

Comme nous l'avons déjà exposé dans le chapitre matériel et méthodes (p. 30), ces analyses peuvent nous permettre d'apprécier le degré de

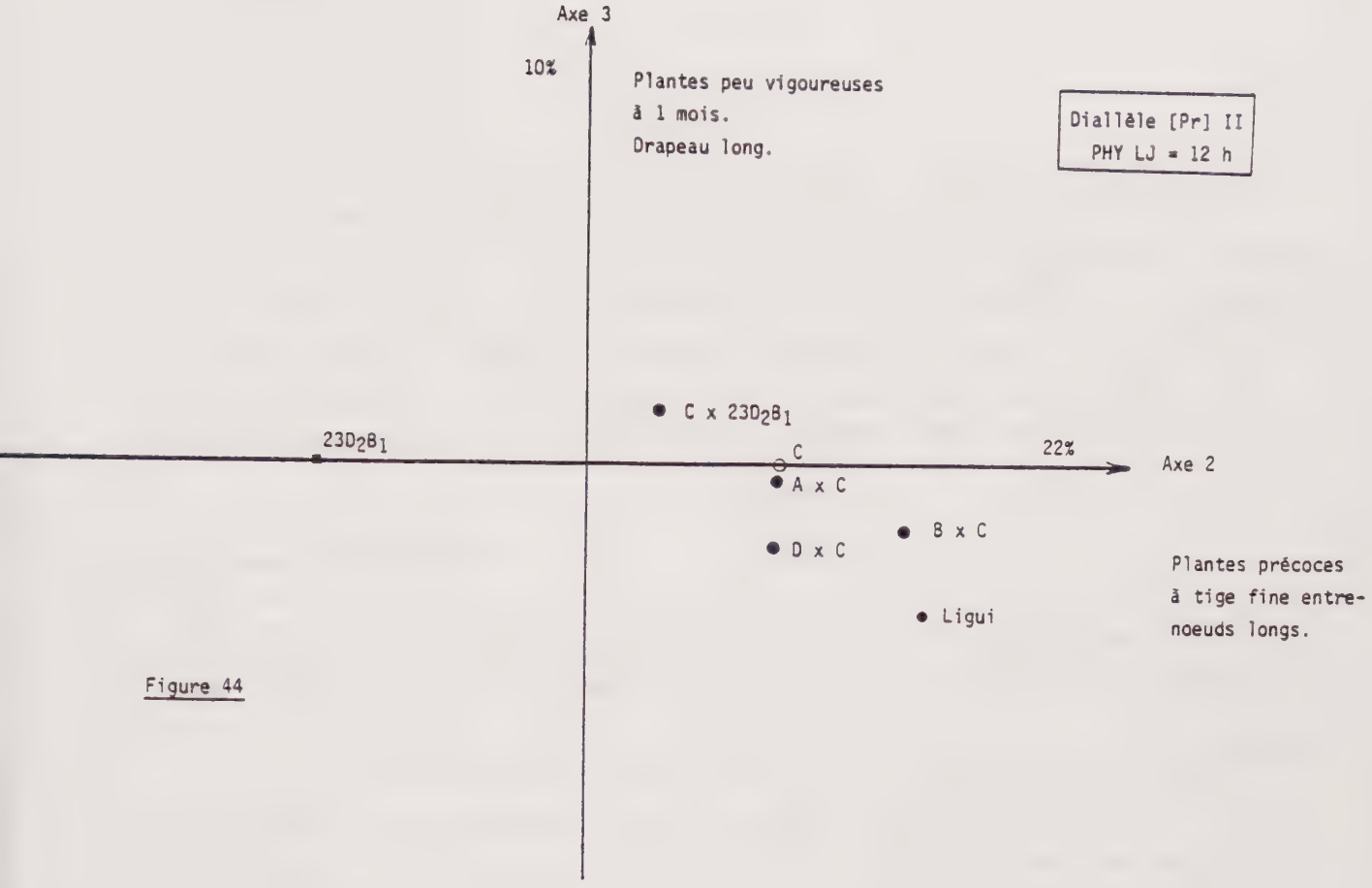


Figure 44

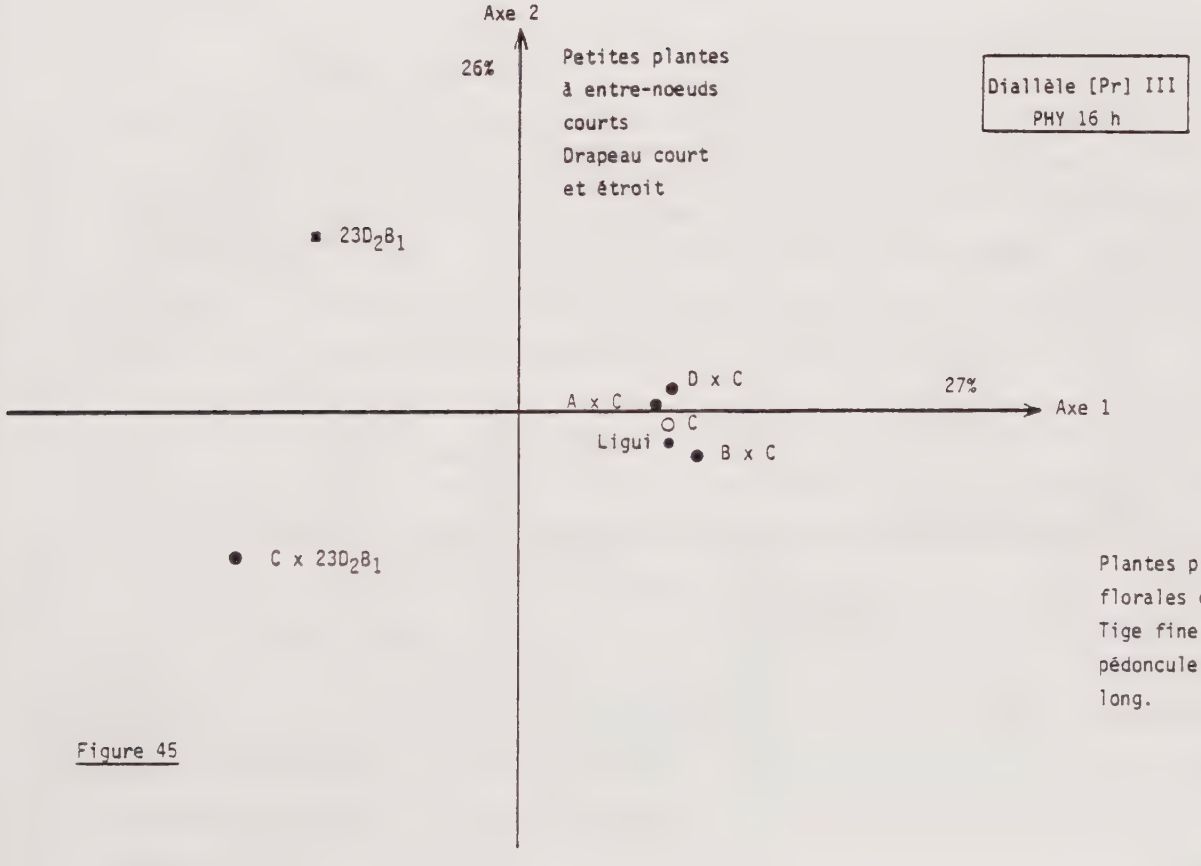


Figure 45

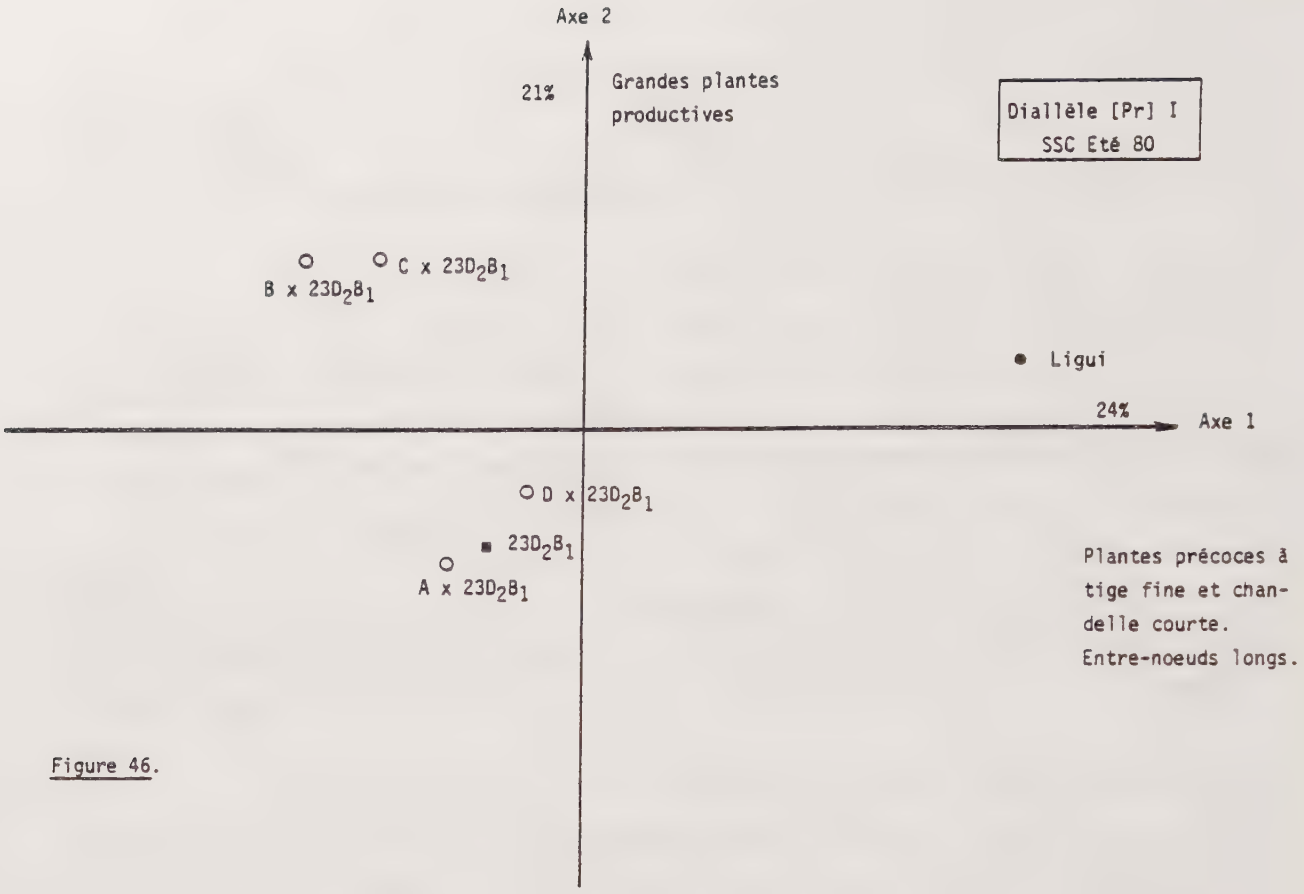


Figure 46.

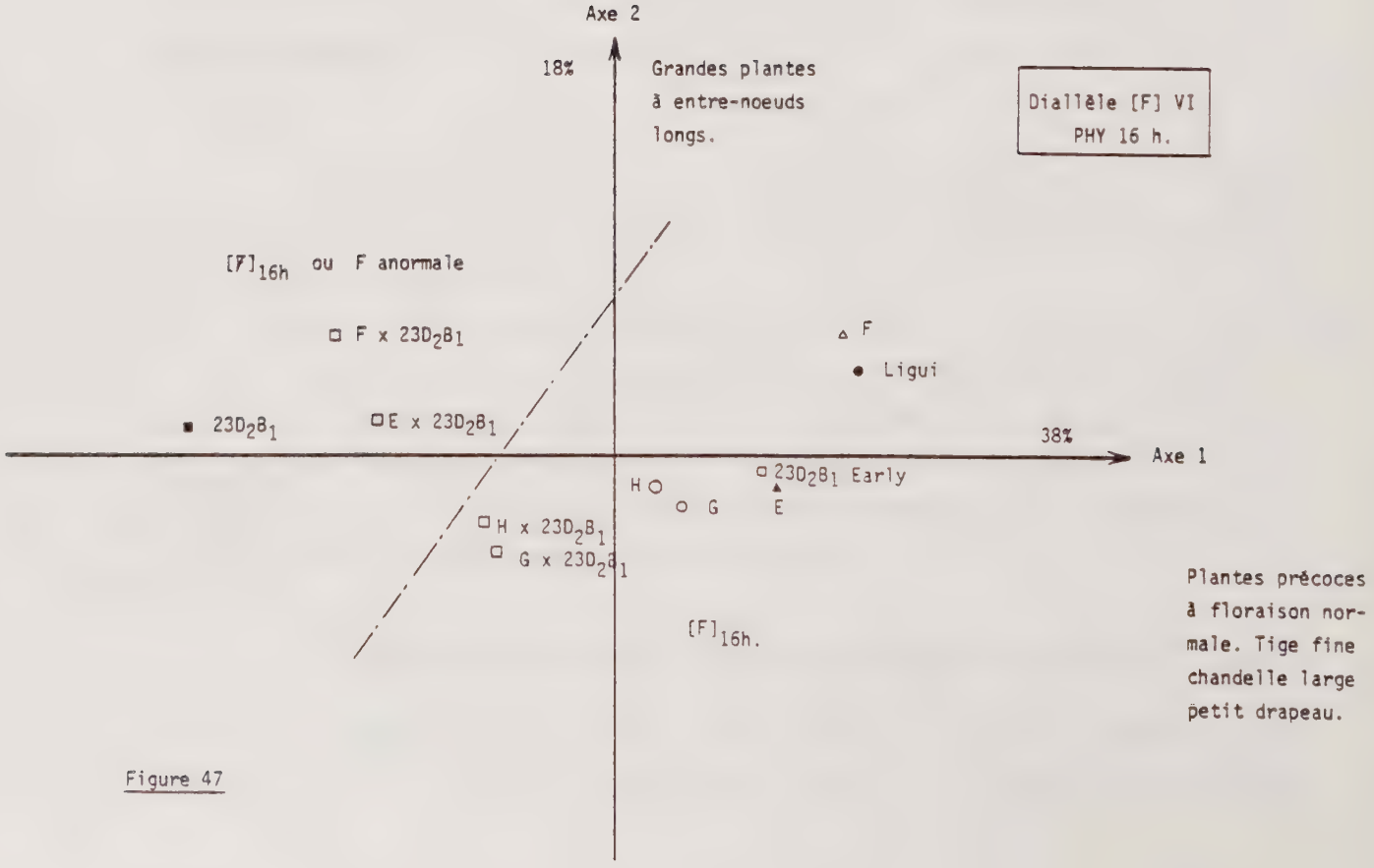


Figure 47

liaison existant entre le système génique codant pour un caractère déterminé et les systèmes géniques contrôlant la floraison. Le tableau 30 résume les résultats obtenus pour un certain nombre de caractères qui s'étaient révélés comme importants dans la structuration de la variabilité d'ensemble et qui satisfaisaient aux diverses hypothèses du modèle de Hayman. Il ressort de cette étude que le caractère longueur de la chandelle (LOC) serait un des plus liés au système de contrôle de la floraison.

d) Conclusion

Les analyses précédentes montrent une assez grande diversité de réponses des différentes lignées obtenues selon la voie de sélection adoptée.

En sélectionnant en jours courts de 9h, nous avons obtenu des lignées comme B et C qui sont relativement précoces mais qui n'ont pas acquis l'insensibilité du génotype Ligui. Malgré une isogénie théorique de 98,44% avec $23D_2B_1$, ces plantes gardent encore de nombreuses caractéristiques architecturales de Ligui.

La voie de sélection en 16h pour des plantes aptes à fleurir en jours longs nous semble beaucoup plus efficace puisqu'elle nous a fourni des lignées comme E et F qui sont à la fois précoces et insensibles à la longueur du jour. La lignée F garde encore beaucoup de caractéristiques de Ligui en particulier à cause de la dimension des entre-noeuds, mais il est vraisemblable que peu de gènes soient impliqués dans cette ressemblance avec Ligui (2 pour le caractère LEM).

Par contre, E semble être la lignée précoce et insensible à la photopériode qui se rapproche le plus de $23D_2B_1$. Elle s'en distingue cependant par une moins bonne vigueur au départ et par une taille encore plus petite (super-nanisme). Cette lignée E possède un certain nombre d'analogies avec la lignée $23D_2B_1$ Early obtenue par Burton. Dans nos conditions de culture elle est un peu plus précoce et de taille un peu plus faible. Comme elle, elle possède à la fois précocité et aptitude à fleurir en jours longs. Elle n'est cependant pas aussi insensible puisque son cycle rallonge quand les jours allongent et elle s'apparente plutôt à la lignée C pour ce comportement.

	$23D_2B_1$ avec les lignées	$23D_2B_1$ séparé des lignées
Diallèle (Pr) I SSC été 80	NFJ Do: $23D_2B_1$, C, B, D / Re: A n = 1 gène ; a = 0 ; b = 1,07	
	DT	Do: $23D_2B_1$, A, D (Grosse tige) / Re: B, C (tige fine) n = 1 gène ; a = 0,47 ; b = 0,7
	LOC	Do: $23D_2B_1$ (ch. longue) / Re: A, D, C / B (ch. courte) n = 1 gène ; a = 0,19 ; b = 0,66
	LAC $23D_2B_1$, A, B, C, D n = 1 gène ; a = -0,1 ; b = 0,6	
Diallèle (Pr) II PHY 12h	RGD	Do: peu feuilles A, B, C / Re: Bcp feuilles $23D_2B_1$, D n = 3 gènes ; a = 1,13 ; b = 0,87
	LEM	Do: B, C longs / Re: $23D_2B_1$, A, D courts n = 1 gène ; a =-2,85 ; b = 0,92
	LOC	Do: $23D_2B_1$ / A, D, B (ch. longue) / Re: C (ch. courte) a = -0,04 ; b = 0,17
PHY 16h. Diallèle (Pr) III	LEM	Do: B, C longs / A / Re: D, $23D_2B_1$ courts n = 2 gènes ; a = 0,39 ; b = 0,95

Tableau 30a : Diallèles I, II, III. Positions relatives de $23D_2B_1$ et des lignées isogéniques lues sur les analyses diallèles Hayman, pour un certain nombre de caractères individuels (ETP exclu).

	$23D_2B_1$ avec les lignées	$23D_2B_1$ séparé des lignées
Diallèle (F) IV SSC été 81	LEM	Do : F, D_2D_2 / Re : E, G, H / $23D_2B_1$, d_2d_2 n = 2 gènes ; a = 2,21 ; b = 0,55
	LOC	Do : $23D_2B_1$ / Re : H, G / E, F ch. longue tardifs / ch. courte précoces n = 2 gènes ; a = 2,60 ; b = 0,66
Diallèle (F) V PHY 12 h.	HAM	Do : F / Re : $23D_2B_1$, H, E, G grande plante / petite plante n = 2 gènes ; a = -106,89 ; b = 1,05
	LOC	Do : H / Re : F, G / $23D_2B_1$ / E ch. longue / ch. moy. / ch. courte n = 2 gènes ; a = -0,40 ; b = 1,19
	LEM	Do : F / Re : $23D_2B_1$, H / G, E entrenoeud long / entrenoeud court n = 2 gènes ; a = 0,02 ; b = 0,72
PHY 16 h. + 9 h pour $23D_2B_1$ Diallèle (F) VI	LEM	Do : F / Re : $23D_2B_1$, E, H / G long / moyen / court n = 2 gènes ; a = 3,76 ; b = 0,83
	LOC	Do : H, G / Re : E, F / $23D_2B_1$ ch. longue / ch. moy. / ch. courte n = 1 gène ; a = 0,92 ; b = 0,47

Tableau 30b : Diallèles IV, V, VI. Positions relatives de $23D_2B_1$ et des lignées isogéniques lues sur les analyses diallèles Hayman, pour un certain nombre de caractères individuels (ETP exclu).

Il est intéressant de voir que nous sommes en présence de deux systèmes géniques différents, la précocité qui est liée à des allèles récessifs et l'aptitude à fleurir en jours longs qui est dominante mais, dans la majorité des cas, ces deux systèmes sont transmis de façon simultanée. De même nous n'avons jamais réussi à "détacher" la peroxydase P_5 de Ligui dans les lignées obtenues.

En conclusion, malgré toute la complexité du phénomène floral, il est possible d'identifier des systèmes géniques relativement simples et facilement manipulables par les voies de la génétique mendélienne.

IV - MODÈLE GÉNÉTIQUE DE LA FLORAISON POUR LE MIL.

L'ensemble des résultats précédents a montré la complexité du phénomène floral (certains faits observés ne sont pas encore explicables) ; mais il nous a semblé possible de proposer un modèle unique capable de rendre compte au maximum des faits et qui puisse servir de base de réflexion pour de nouvelles études.

Trois éléments principaux nous semblent importants à prendre en compte dans ce modèle :

1 L'utilisation du génotype $23D_2B_1$ sensible à la longueur du jour pour le déclenchement de sa floraison et du génotype Ligui, insensible, a montré que ces deux génotypes différaient pour ce caractère par l'état allélique d'un locus I appartenant au "système génique I". Les plantes porteuses de l'allèle dominant I (génotype II ou Ii) sont florales en jours longs. Les plantes porteuses de l'allèle i à l'état homozygote (génotype ii) sont non-florales en jours longs.

2 L'étude en conditions de Phytotron des délais de floraison suivant les différentes longueurs de jour donne les courbes décrites par la figure 26. Le profil de réponse de l'hybride F_1 en jours courts est du même type que celui de $23D_2B_1$. En jours longs, il est du type de celui de Ligui mais sensiblement plus tardif.

3 L'analyse des nombres de jours nécessaires pour obtenir une expression complète de la floraison, (figure 25) met en évidence un aspect quantitatif et cumulatif de l'induction florale. La véritable acquisition de l'induction florale n'est réalisée qu'après au moins dix jours courts. Dès deux jours courts, l'irréversibilité de l'état végétatif vers l'état floral est acquise, mais elle aboutit à la mortification de l'apex sans floraison normale visible. Ainsi, l'analyse précise de ces comportements nous conduits à poser les bases d'un modèle génétique de la floraison qui rende compte des faits suivants :

- un système héréditaire à un locus et deux allèles (I/i, I dominant sur i). Ce système recouvre l'aspect qualitatif de la réponse florale (plante sensible, plante insensible).

- une expression quantitative à deux niveaux :

* le délai de floraison chez $23D_2B_1$ est fonction de la longueur du jour et l'induction est cumulative et mémorisable.

* les hybrides F_1 ont des courbes de réponse dont la structure est mixte par rapport à celle des parents.

Toutefois, le modèle proposé ne rend pas compte de l'intégralité des comportements floraux observés et en particulier des faits suivants :

- le génotype $23D_2B_1$ est non floral en 16h. Lorsque ce génotype est cultivé en jour continu de 24h, puis passé en jours de 16h, il fleurit.

- la longueur du jour n'est pas le seul paramètre en jeu dans le comportement floral, mais il existe de nombreuses interactions entre les facteurs température, intensité lumineuse et longueur de jour.

- certaines courbes de réponse observées lors des expériences de semis échelonnés sur une année en jours naturels offrent des profils en dents de scie que l'on n'a pas pu expliquer et qui méritent d'être approfondis.

- l'autofécondation d'un descendant de plante back-cross

(BC_5 AF_1) hétérozygote (Ii) donne dans sa descendance des plantes de génotype (ii) dont le phénotype en 16h au Phytotron ne rejoint pas complètement celui de $23D_2B_1$. Le contact avec le génotype Ligui a donc laissé une "trace" qui est capable de modifier l'expression de i dans le nouveau contexte obtenu.

Le modèle proposé figure 48 met en jeu un locus I déterminé par l'analyse mendélienne et qui suggère que l'allèle I soit du type "mutant constitutif". L'allèle i serait de type régulé.

Le gène I est un point d'articulation entre la lecture quantitative de la longueur du jour par un système (Phytochrome ou autre) situé en amont et un contrôle quantitatif d'une "substance" S produite par ce gène et devant s'accumuler pour que l'induction soit complète. Cette substance (par exemple une substance de croissance non spécifique) pourrait être responsable d'un flux plus ou moins rapide de divisions cellulaires en aval. Des expériences de simulation utilisant le modèle proposé ici et réalisées par F. Wittervald (C.N.R.Z. de Jouy en Josas) suggèrent que la régulation du système I pourrait se situer au niveau de l'apex et non dans les feuilles de la plante.

La mise en évidence d'un point de contrôle des bifurcations du développement inséré dans les structures héréditaires nucléaires de la plante est très importante pour la conduite des expérimentations ultérieures et va tout à fait dans le sens des résultats obtenus récemment par Guillé, E. et son équipe (Spiteri, A., 1979 - Riggouzzo, A.L., 1981 - Guillé, E., 1981). En utilisant le système expérimental mis au point sur le tabac (*Nicotiana tabacum* variété Samsun) par Tran Than Van, K., (1978) qui permet d'orienter et de contrôler en culture "in vitro" la morphogenèse d'explants d'épiderme, ils ont montré que 48h environ après l'enclanchement du programme floral, on assistait à une amplification des séquences itératives du D.N.A. Des réarrangements ont lieu au niveau de l'hétérochromatine qui acquiert de nouvelles propriétés rendant possible la transcription de nouvelles portions du génome et la mise en activité de nouveaux gènes (du type de I par exemple).

L'ensemble de ces résultats nous encourage à penser qu'une approche moléculaire du problème de la floraison est désormais possible.

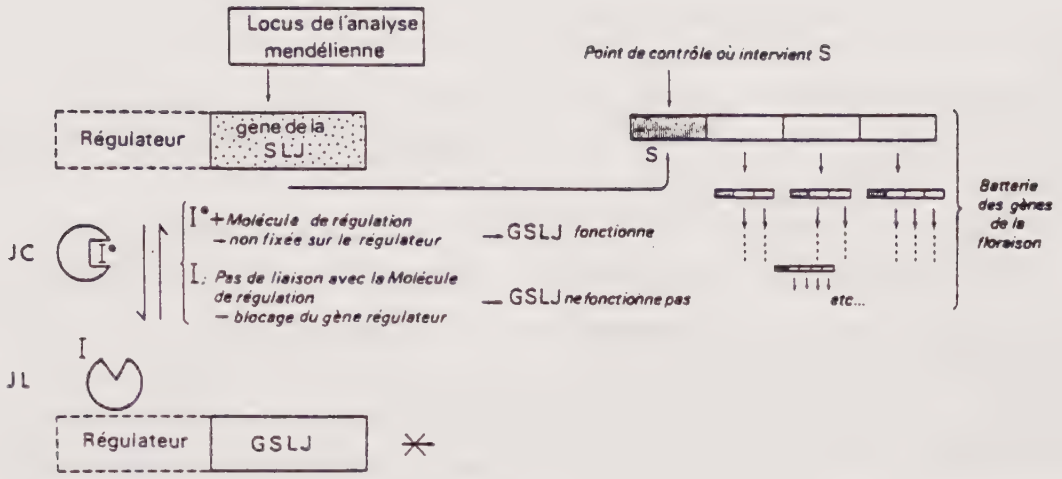
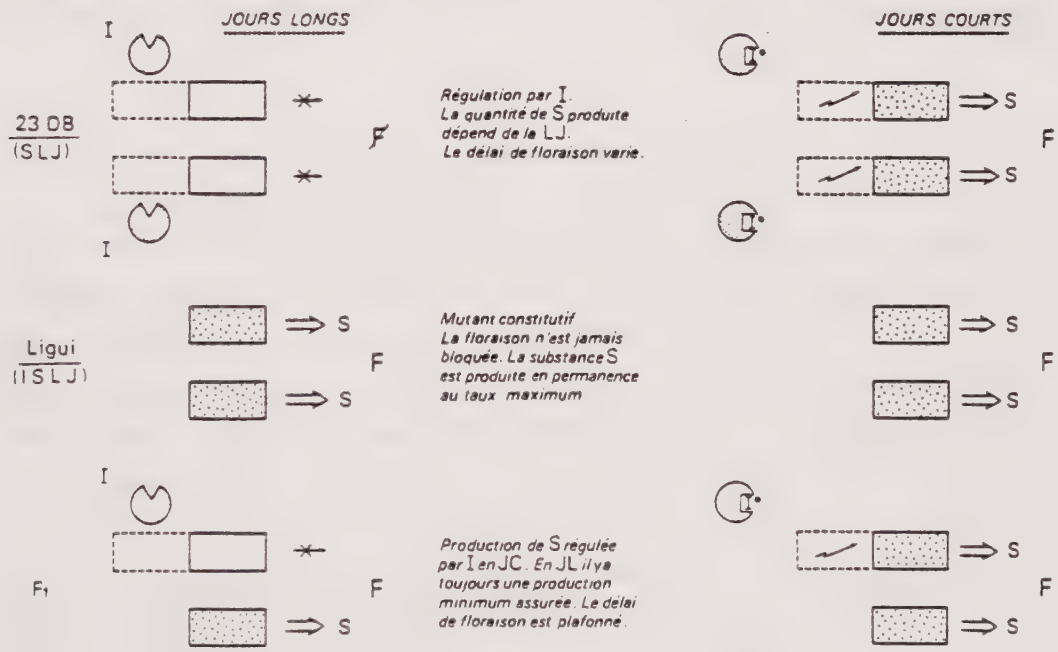


Figure 48 : *MODELE GENETIQUE DE LA FLORAISON*
(cas d'une plante SLJ)

Différentes situations possibles



Un aspect non négligeable de la signification du travail que nous venons de présenter et de l'élaboration d'un modèle tenant compte de plus en plus des expérimentations nouvelles, concerne la spécificité du fait ou de l'induction florale. Il nous paraît en effet possible d'échapper à l'idée (peut-être très illusoire) d'une induction très spécifique du fait floral.

L'organisation structurelle du contrôle de la floraison relaie une information issue de l'environnement par un récepteur génique (le gène I), contrôlant la régulation d'autres structures probablement tout aussi nucléaires. Les recherches que nous avons effectuées ont visé à une meilleure compréhension de l'intégration de ce système génique dans le génome nucléaire. Elles ont abouti à l'obtention d'un matériel génétiquement bien défini qui devrait intéresser tous ceux qui travaillent sur la floraison et permettre de développer des actions multidisciplinaires seules capables, à notre avis, de permettre de comprendre parfaitement pourquoi et comment une plante fleurit.

D - DISCUSSION - CONCLUSION

Le travail qui vient d'être présenté dans ce mémoire apparaît comme le prolongement (et tente d'être un perfectionnement) des travaux effectués par les sélectionneurs sur la sensibilité photopériodique du mil.

Le problème de la précocité des variétés et de l'ajustement de leur cycle aux conditions du milieu est un problème majeur rencontré par les sélectionneurs ; globalement, la sensibilité photopériodique semble être un système très important dans la structuration du complexe d'espèce du mil.

Un certain nombre d'études réalisées par les chercheurs indiens ont montré, dans des conditions d'expérimentation peu contrôlées, qu'il y avait une bonne héritabilité du caractère précocité et qu'un petit nombre de gènes étaient en jeu.

Les travaux réalisés par Burton (1965, 1966) aux Etats-Unis puis par Bilquez (1963, 1969) au Sénégal ont permis d'aller plus loin dans la compréhension du phénomène en classant les variétés de mil comme sensibles ou insensibles à la longueur du jour. Toutes ces variétés sont semées au début de la saison des pluies à une période de l'année où les jours sont longs (juin-juillet). Les formes insensibles à la longueur du jour fleurissent au mois d'août, alors que les jours sont encore longs et sont récoltées en septembre-octobre. Les formes sensibles à la longueur du jour fleurissent lorsque la longueur du jour devient inférieure à leur seuil photopériodique c'est-à-dire dans le courant du mois d'octobre et la récolte intervient en novembre-décembre. Le mérite revient à Bilquez d'avoir montré que les variétés dites insensibles étaient en fait des plantes de jours courts préférentes car, si elles fleurissent quelle que soit la longueur du jour, leur cycle sera d'autant plus court que les jours seront courts. Les plantes réellement insensibles existent mais elles sont relativement rares.

Le handicap de toutes ces expérimentations est qu'elles se déroulent

au champ avec des facteurs climatiques et des longueurs de jour en constante évolution, si bien que la lecture des phénomènes est très complexe, même en ayant recours à des semis échelonnés.

Pour cette raison, nous avons utilisé le Phytotron de Gif-sur-Yvette pour réaliser une expérimentation indépendantes des fluctuations saisonnières de la longueur du jour et de l'intensité lumineuse.

Partant d'un certain nombre de lignées bien stabilisées ($23D_2B_1$, Ligui, Massue), nous avons entrepris d'analyser le plus finement possible les divers événements qui ont lieu au cours du développement d'une plante. Nous avons précisé en conditions de jours courts de 9h, inducteurs pour tous les génotypes, la chronologie intrinsèque du développement. En conditions de longueur de jours de 16h, l'aptitude à fleurir ou non des différents génotypes pour une intensité lumineuse et une thermopériode données a été déterminée.

Une étude de l'évolution de l'architecture de la plante et de l'élaboration de la touffe liée au tallage a été réalisée de même qu'une étude histologique pour suivre l'évolution du méristème au cours du temps.

Grâce à cette description détaillée à plusieurs niveaux, nous avons maintenant une bonne connaissance des phases du développement, ainsi que des conditions nécessaires pour obtenir une parfaite réalisation de la morphogenèse florale.

L'ensemble de ces connaissances nous a incité à retenir les génotypes Ligui et $23D_2B_1$ pour réaliser l'analyse génétique approfondie du système de contrôle photopériodique de la floraison et de la précocité chez le mil.

Le génotype Ligui se présente comme le modèle de la plante insensible (neutral plant), alors que dans nos conditions de culture (Phytotron 16h), $23D_2B_1$ se comporte comme une plante sensible à la longueur du jour (short-day plant). Le contrôle génétique de ce comportement est il complexe et y a t-il possibilité de le transférer d'un génotype à l'autre ? C'est ce que nous avons voulu étudier.

L'analyse génétique des parents, des hybrides F_1, des back-crosses et F_2 a montré que dans nos conditions de milieu, le système se transmettait facilement. L'aptitude à fleurir en jours longs est dominante et vraisemblablement contrôlée par 1 facteur. La précocité est récessive et pourrait dépendre de 1 à 3 facteurs. Pour faciliter la lecture des résultats des analyses sur la sensibilité photopériodique, nous avons recherché une situation expérimentale claire en fabriquant des lignées isogéniques. Il s'agissait de transférer le système de contrôle de la floraison d'un génotype dans un autre, afin de juger de l'impact de ce système dans un même fond génétique. Des lignées isogéniques de $23D_2B_1$ dans lesquelles le système génique du parent Ligui soit intégré ont donc été réalisées.

Pour cela, nous avons utilisé la méthode des rétrocroisements (back-cross) suivis d'une phase de fixation par auto-fécondation, en sélectionnant de deux manières différentes :

- soit en jours courts inductifs de 9h pour la précocité intrinsèque,

- soit en jours longs non-inductifs de 16h pour l'aptitude à fleurir en jours longs.

A l'issue de ce processus de sélection, 8 lignées congéniques de $23D_2B_1$ que nous appelons A, B, C, D (sélection en 9h) et E, F, G, H (sélection en 16h) ont été obtenues. Les courbes de réponse du délai d'épiaison en fonction de la longueur du jour de ces lignées isogéniques montrent que 2 seulement (E et F) parmi ces lignées ont acquis l'insensibilité de Ligui. Elles sont également assez précoces mais toutefois un peu moins que Ligui.

Des deux voies utilisées, c'est donc la sélection pour l'aptitude à fleurir en jours longs qui est apparue la plus efficace. Elle a permis d'obtenir une lignée (E) qui est à la fois phénotypiquement proche de $23D_2B_1$, qui a acquis la neutralité et une précocité proche de celle de Ligui. La sélection en 9h a permis d'obtenir des plantes relativement précoces, aptes à fleurir en jours longs mais qui conservent une certaine sensibilité à la longueur du jour.

A partir du matériel ainsi obtenu, des analyses quantitatives (diallèles entre toutes ces lignées et $23D_2B_1$) ont permis d'évaluer l'impact de ce transfert sur un certain nombre de caractères architecturaux et morphologiques. Elles montrent, au moins dans le cas de la lignée E, que ce transfert est assez ponctuel puisque l'on retrouve peu de caractéristiques de Ligui autres que celles que l'on avait voulu transmettre. Une réserve doit cependant être faite pour le marqueur peroxydase de Ligui qui n'a jamais pu être recombiné bien qu'aucune sélection directe n'ait été faite pour conserver cette caractéristique. Il pourrait d'ailleurs s'agir plus d'un phénomène de régulation étroitement relié au fait floral que d'un linkage au sens classique du terme, bien que l'activite peroxydasique P_5 ne soit jamais présente chez $23D_2B_1$, même quand la floraison est induite. P_5 n'est pas un marqueur du phénomène floral, mais est présent chez les plantes congéniques de $23D_2B_1$ aptes à fleurir en jours longs.

Le déterminisme génétique de la floraison chez le mil, est donc un complexe bien intégré de l'aptitude à fleurir en jours longs et de la précocité intrinsèque. Mais il s'agit de deux systèmes distincts que l'on peut éventuellement transmettre séparément. La chronologie du développement conduisant à la floraison met en jeu des systèmes géniques multiples, mais il nous a été possible d'en individualiser deux, de les étudier précisément et de tester la possibilité de leur transmission d'un génotype à l'autre.

Un problème subsiste cependant quant à la qualité de la réalisation de la morphogenèse florale. Celle-ci dépend de systèmes géniques vraisemblablement beaucoup plus complexes que ceux que nous avons étudiés. Une analyse détaillée de toutes les anomalies de floraison observables est en cours et elle devrait permettre de progresser dans la compréhension de la transformation du méristème floral en une fleur parfaitement développée ainsi que dans le rôle du background génétique sur le fonctionnement du gène I.

Grâce aux études précédentes, nous avons les moyens de maîtriser la génétique des différentes phases du développement d'une plante : phase juvénile, induction, réalisation de la morphogenèse florale. Les notions de plantes sensibles à la longueur du jour, de plantes de jours courts préférentes et de plantes insensibles sont maintenant claires et nous pouvons

obtenir artificiellement les principaux types de comportements observables dans les populations naturelles de mil.

En partant du génotype Ligui (neutre) et du génotype $23D_2B_1$ (sensible à la longueur du jour), nous avons pu obtenir toute une série de recombinants aux comportements photopériodiques variés. Certains sont proches de Ligui et sont neutres et précoces ; d'autres ont des comportements de plantes de jours courts préférentes, comparables au génotype Massue, sans seuil photopériodique visible dans le domaine des alternances jour-nuit étudiées (alternances circadiennes) ; d'autres enfin ont un comportement proche de celui de $23D_2B_1$ avec possibilité de déplacement du seuil photopériodique par rapport à celui de $23D_2B_1$.

L'ensemble de ces résultats devrait avoir des retombées pratiques dans divers domaines :

① Connaissant la précocité intrinsèque et le seuil d'induction photopériodique d'un génotype donné, il devient possible de prédire son comportement floral dans les conditions les plus diverses. Des essais de modélisation et simulation sont d'ailleurs en cours (travaux de F. Wittervald au C.N.R.Z. de Jouy-en-Josas). A terme, on obtiendra une meilleure évaluation des échelles de précocité et de comportement des divers génotypes. L'utilité d'un tel système est évidente dans le domaine des ressources génétiques pour les plantes sensibles à la longueur du jour (mil - maïs - millet,etc..). Les échelles de précocité actuellement utilisées pour une plante comme le maïs ne donnent en effet pas entière satisfaction car la transposition des précocités d'un lieu à un autre n'est pas toujours possible. Une méthode qui intègrerait les variations de la longueur du jour en fonction de la latitude serait beaucoup plus précise.

Toujours dans le même domaine de l'évaluation des ressources génétiques, le problème de l'introduction de matériel exotique se heurte à une connaissance souvent insuffisante du déterminisme de l'induction de la floraison. Chez le maïs, cet aspect est de plus en plus étudié afin d'élargir au maximum la base génétique du matériel destiné à fournir des variétés sélectionnées pour les zones tempérées où les jours sont longs en été. En ce

qui concerne le mil, cette connaissance sera précieuse si l'on envisage d'accroître son aire de culture à des zones plus septentrionales.

② Dans le domaine de l'amélioration des plantes, ce travail aura également des retombées importantes. En effet, l'adaptation du cycle d'une plante à son environnement et la création de variétés précoces sont des problèmes que l'on rencontre en permanence (cf. par exemple les problèmes de la culture du mil en Afrique ou de l'adaptation des variétés de maïs à des zones plus froides). La maîtrise du déterminisme génétique des différentes phases du développement d'une plante permettra de modeler et d'ajuster au mieux son cycle avec les conditions environnementales. Certains comportements anormaux couramment observés par les sélectionneurs trouveront peut-être ainsi une explication satisfaisante. Si l'on reprend le cas du maïs, on peut dire que jusqu'à présent la sélection pour la précocité dans les zones tempérées n'a jamais tenu compte de l'aspect sensibilité photopériodique car, du fait que l'on ne rencontre pas dans les variétés européennes ou américaines de ces zones de blocages de la floraison aussi drastiques que chez le mil, l'attention des sélectionneurs n'a pas été attirée sur ce phénomène qui est pourtant bien réel chez cette plante. Or, nous avons vu avec le mil l'importance que pouvait avoir l'insensibilité photopériodique des plantes en conditions de jours longs où les plantes précoces insensibles sont beaucoup plus productives que celles qui sont plus tardives en raison d'une sensibilité photopériodique qui les maintient un certain temps aux alentours d'un seuil d'induction. Toute une série d'anomalies dans la fertilité de certaines plantes, qui par ailleurs ont un développement végétatif normal, pourraient vraisemblablement être supprimée, si l'on prenait la précaution de rendre ces variétés réellement insensibles à la longueur du jour.

③ Enfin, sur le plan plus fondamental de la génétique du développement, nous avons pu déceler la perception par un point particulier du génome nucléaire de la plante d'un signal astronomique exogène. Ce point cible ne semble pas être très complexe et il serait intéressant de pouvoir le mettre en relation avec des marqueurs biochimiques précoces analysables ensuite par les méthodes du génie génétique. Tout un champ d'action nouveau s'ouvrirait alors, à des niveaux de plus en plus proches du support de l'information héréditaire de la plante, pour une meilleure compréhension du phénomène floral.

E - BIBLIOGRAPHIE

AHLUWALIA, M., PATNAIK, M.C., 1963. - A study of heterosis in pearl millet. Indian J. genet., 23, 1, 34-38.

ANTONOVICS, J., 1968 a. - Evolution in closely adjacent plant population. V. Evolution of self-fertility. Heredity, 23, 219, 238.

ANTONOVICS, J., 1968 b. - Evolution in closely adjacent plant populations. VI. Manifold effects of gene flow. Heredity, 23, 507-524

BARNES, D.K., BURTON, G.W., 1966. - Tropical environement of Puerto Rico useful for studying day length sensitivity in Pearl millet. Crop. Science, 6, 212-213.

BASAVARAJU, R., SAFEEULLA, K.M., MURTY, B.R., 1980. - Combining ability in Pearl millet. Indian J. Genet., 40, 3, 528-535.

BEADLE, G., 1980. - L'origine du maïs. Pour la science, 29, 59-71.

BELLIARD, J. et PERNES, J., 1977. - Etude de l'organisation génétique et physiologique d'une barrière reproductive particulière chez le Mil : Contrôle photopériodique de la floraison. Physiol. vég., 15, 551-565.

BELLIARD, J., PERNES, J., 1978. - Analysing a gene which controls one flowering step. Colloques internationaux du C.N.R.S. n° 285 - Physiologie de la floraison.

BELLIARD, J., PERNES, J., SANDMEIER, M., 1979. - The different phases of development in pearl millet (*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubbard) and search for markers. Physiologie végétale, 17 (2) 387-397.

BELLIARD, J., NGUYEN VAN, E., PERNES, J., 1980. - Analyse des relations génétiques entre formes spontanées et cultivées chez le Mil à chandelle. I. Etude des parents et des hybrides de première génération (F_1) entre un écotype de *Pennisetum mollissimum* (L.) (forme spontanée) et différentes formes cultivées de *Pennisetum americanum* (L.) Leeke.
Ann. Amélior. Plantes, 30 (3), 229-251.

BENZECRI, J.P., 1973. - L'analyse des données. Tome I. "La Taxinomie". Tome II. "L'analyse des correspondances". Dunod, Paris.

BERNIER, G., 1971. - Structural and metabolic changes in the shoot apex in transition to flowering. Can. J. Bot. 49, 803-819.

BERNIER, G., KINET, J.M., SACHS, A.M., 1981. - The physiology of flowering. Vol. I, The initiation of flowers. C.R.C. Press, Inc., Boca Raton, Florida.

BHARDWAJ, B.C., WEBSTER, O.J., 1971. - Studies of F_1 hybrids between photoperiod sensitive and non-sensitive *Pennisetum* millets. Crop. Science, Vol. 11, 289-291.

BILQUEZ, A.F., 1963. - Etude du mode d'hérédité de la précocité chez le mil penicillaire (*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubbard). I. Déterminisme génétique des différences de sensibilité à la longueur du jour existant entre les mils du groupe Sanio et ceux du groupe Souna.
Agronomie tropicale, 12, 1249-1253.

BILQUEZ, A.F., CLEMENT, J., 1969. - Etude du mode d'hérédité de la précocité chez le mil pénicillaire (*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubbard.. II. Déterminisme génétique des variations de précocité des mils du groupe Souna.
Agronomie tropicale, 24, 258-262.

BILQUEZ, A.F., LECOMTE, J., 1969. - Relations entre mils sauvages et mils cultivés : étude de l'hybride (*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubbard x *Pennisetum violaceum* L. (Rich).
Agronomie tropicale, 24, 249-257.

BLONDON, F., 1968. - Facteurs externes et déterminisme floral d'un clone de *Dactylis glomerata* L. Thèse Doct. (Etat) Sc. Nat., Faculté des Sciences, Paris.

BLONDON, F., 1977. - Facteurs climatiques et induction florale. "Le Sélectionneur français". Bulletin de l'Association des Sélectionneurs français, 23, 3-15.

BRUNKEN, J.N., 1977. - A systematic study of *pennisetum* sect. *Pennisetum* (*gramineae*). Amer. J. Bot. 64, 161-176.

BRUNKEN, J., DE WET, J.M.J. and HARLAN, J.R., 1977. - The morphology and domestication of Pearl millet. Economic Botany 31, 163-174.

BURTON, G.W., 1951. - Quantitative inheritance in Pearl millet (*Pennisetum glaucum*). Agron. Journ. 43, 409-417.

BURTON, G.W., 1965. - Photoperiodism in Pearl millet (*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubbard). Crop. Science, 5, 333-335.

BURTON, G.W., POWELL, J.B., 1968. - Pearl millet breeding and cytogenetics. Advances in Agronomy, 20, 49-89.

BURTON, G.W., 1981. - A gene for early maturity and photoperiod insensitivity in Pearl millet. Crop. Sci., 21, 317, 318.

CABANNE, F., MARTIN-TANGUY, J., et MARTIN, C., 1977 a. - Phénolamines associées à l'induction florale et à l'état reproducteur du *Nicotiana tabacum* var. Xanthi n.c. Physiol. vég., 15, 429-443.

CABANNE,F., PAYNOT, M., JAVELLE, F., MARTIN-TANGUY, J., et MARTIN, C., 1977 b. - Activité phénylalanine ammoniac lyase et état floral du *Nicotiana tabacum* var. Xanthi n. c. Physiol. vég., 15, 445-451.

CAUDERON, A., 1980. - Génétique, sélection et expansion du maïs en France depuis trente ans. Cultivar, 133, 13, 19.

CHANDRARATNA, M.F., 1953. - A gene for photoperiod sensitivity in rice linked with apiculus colour. Nature 171, 1162-1163.

CHANDRARATNA, M.F., 1954 . - Photoperiod response in rice (*Oryza sativa* L.) I. Effects on inflorescence initiation and emergence. New Phytol. 53, 397-405.

CHANDRARATNA, M.F., 1955. - Genetics of photoperiod sensitivity in rice. J. Genet. 53, 215-223.

CHAUDHARY, H.R., JANA, S., 1976. - A study of combining ability for some developmental traits in a diallel set of crosses in Pearl millet. Can. J. Genet. Cytol. 18, 429-435.

CHU, Y.E., OKA, H.I., 1970. - The genetic basis of crossing barriers between *Oryza perennis* subsp. Barthii and its related taxa. Evolution. 24, 135-144.

CHU, Y.E., OKA, H.I., 1972. - The distribution and effects of genes causing F_1 weakness in *Oryza breviligulata* and *Oryza glaberrima*. Genetics, 70, 163-173.

CROSBY, J.L., 1969. - The evolution of genetic discontinuity : computer models of the selection of barriers to interbreeding between subspecies. Heredity, 24, 253-297.

DEMARLY, Y., 1972. - Regulation et hétérosis. Ann. Amélior. Plantes, 22, 143-166.

DEMARLY, Y., 1977. - Génétique et amélioration des plantes. Masson. Collection sciences agronomiques.

DICKINSON, H., ANTONOVICS, J., 1972. - Théoretical considerations of sympatric divergence. American naturalist, 106, 256-274.

EVANS, L.T., 1969. - A short history of the physiology of flowering. In. The induction of flowering, ed. L.T. EVANS Macmillan of Australia. 1-13.

FERRARIS, R., 1973. - Pearl millet (*Pennisetum typhoïdes*). Commonwealth Bureau of pasture and field crops. Hurley, Maidenbread, Berks SL 65 LR .U.K.

GARNER, W.W., ALLARD, H.A., 1923. - Further studies in photopériodism, the response of the plant to relative length of day and night. J. Agric. Res., 23, 871-920.

GHOSE, R.L.M., SHASTRY, S.V.S., 1954. - Response of rice varieties to short-day treatment. Euphytica, 3, 221-228.

GRIFFING, B., 1956. - Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Aust. J. Biol. Sci., 9, 463-493.

GUILLE, E., QUETIER, F., 1973. - Heterochromatic, redundant and metabolic DNA's: A new hypothesis about their structure and function. Progress in biophysics and molecular biology, vol. 27,123-142. A.J.V. Butler and D. Noble. Pergamon Press Oxford. New York.

GUILLE, E., GRISVARD, J., SISSOEFF, I., 1977. - Presence of divalent metal ions in reiterative DNA sequences from various plant tissus. Colloques internationaux du C.N.R.S. n° 261. Acides nucléïques et synthèse des protéïnes chez les végétaux, pp, 93-96.

GUILLE, E., 1982. - Metallo-DNA's as possible components of the biological clock present in living cells. Journal of interdisciplinary cycle research. (sous presse).

GUPTA, S.P., GUPTA, V.P., 1971. - Combining ability for green fodder characters in Pearl millet. Indian. J. genet., 31, 1, 36-42.

GUPTA, V.P., NANDA, G.S., 1971. - Component analysis of green fodder yield in Bajra. Indian J. Genet., 31, 1, 140-144.

HARLAN, J.R., 1975. - Crops and man. American society of agronomy crop science society of america, Madison, Wisconsin. U.S.A.

HARLAN, J.R., 1976. - Genetic resources in wild relatives of crop. Crop science 16, 329-333.

HAYMAN, B.I., 1954. - The theory and analysis of diallel crosses. Genetics, 39, 789-809.

HOLMES, M.G., and SMITH, H., 1977. - The function of phytochrome in natural environment.- I. Characterization of daylight for studies in photomorphogenesis and photoperiodism. Photochemistry and photobiology. 25, 533-538.

IKEDA, K., 1970. - Studies on initiation of floral bud and subsequent developments in rice plants. I. Floral development as influenced by the photoperiodic conditions. Bull. Fac. Agric. Mie Univ. 40, 1-9.

IKEDA, K., 1972. - Studies on initiation and subsequent development of floral bud in rice plants. II. Photoperiodic responses of an early maturing variety (in English, with Japanese summary). Bull. Fac. Agric. Mie Univ. 44, 1-9

IKEDA, K., 1974. - Photoperiodic control floral initiation in rice plant. I. Light requirement during the photoperiod (in English, with Japanese summary). Proc. Crop Sci. Soc. Jpn. 43, 375-381.

IKEDA, K., 1975. - Photoperiodic control of floral initiation in rice plant. II Effect of removal of leaf-blades. The Bulletin of the Faculty of agriculture, Mie University, 49, 1-9, Tsu, Japan.

IKEDA, K., 1975. - Studies on initiation and subsequent development of floral bud in rice plants. III. Appearance of photoperiodic sensitivity and its changes with plant age. Bull. Fac. Agric. Mie Univ. 48, 1-8.

JACQUES-FELIX, H., 1962. - Les graminées (*Poaceae*) d'Afrique tropicale. I.R.A.T. PARIS.

JAUHAR, P.P., 1981. - Cytogenetic and breeding of Pearl millet and related species. Alan R. Liss Inc. New York.

JONES, J.W., 1928. - Inheritance of earliness and other agronomic characters in rice. J. Agric. Res. 36, 581-601.

JONES, J.W., ADAIR, C.R., BEACHEL, H.M. and DAVIS, L.L., 1935. - Inheritance of earliness and length of kernel in rice. J. Am. Soc. Agron. 27, 910-921.

KATAYAMA, T.C., OKA, H.I., 1959. - Photoperiodic responses of *Oryza* species. Annu. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn. 9, 44-46.

KATAYAMA, T.C., 1960. - Photoperiodic responses of *Oryza* species. II. Annu. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn. 10, 43-44.

KATAYAMA, T.C., 1962. - Photoperiodic responses of *Oryza* species. IV. Annu. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn. 12, 57-58

KATAYAMA, T.C., 1963 a. - Photoperiodic responses of *Oryza* species. V. Annu. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn. 13, 51-52.

KATAYAMA, T.C., 1963 b. - A survey of botanical studies on the genus *Oryza* especially of photoperiodic studies. Seiken Ziho 15 98-109.

KATAYAMA, T.C., 1964 . - Photoperiodic responses of *Oryza* species. VI. Annu. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn. 14, 68-69.

KATAYAMA, T.C., 1965 - Photoperiodic responses of *Oryza* species. VII. Annu. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn. 15, 83-84

KATAYAMA, T.C., 1966. - Photoperiodic response of various *Oryza* species. VIII. Annu. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn. 16, 64.

KATAYAMA, T.C., 1967. - Photoperiodic response of various *Oryza* species. IX. Annu. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn. 17, 19-20.

KATAYAMA, T.C., 1971. - Photoperiodism in the genus *Oryza*. III. Mem. Fac. Agric. Kagoshima Univ. 1, 299-320.

LAL, S., SINGH, D., 1968. - Heterosis and inbreeding depression in components of grain and fodder yield in Pearl millet. Indian J. Genet., 28, 2, 190-195.

LAL, S., SINGH, D., 1970. - Heritability, genetic advance and minimum number of genes in Pearl millet. Indian J. Genet. 30, 2, 315-321.

LEGAY-LEFEBVRE, D., 1979. - Etude de la sensibilité à la photopériode par l'observation de quelques caractères végétatifs et floraux chez le Mil (*Pennisetum americanum*) D.E.A. option amélioration des plantes. Paris IX - Orsay.

LEGAY-LEFEBVRE, D., 1982. - Analyse génétique et physiologique de l'impact du photopériodisme sur la réalisation de la morphogenèse florale chez le mil (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). Thèse de 3ème cycle (Amélioration des plantes). Université Paris XI - Orsay.

MARCHAIS, L., 1978. - Une analyse génétique chez le petit mil pénicillaire à l'aide de la distance R de Hanson et Casas. Ann. Amélior. Plantes, 28, 165-193.

MARCHAIS, L., 1979. - Contribution aux méthodes d'analyse en génétique quantitative aux techniques de sélection et à la connaissance du petit mil (*Pennisetum typhoïdes*). Thèse de docteur ingénieur (amélioration des plantes). Université Paris XI - Orsay

MARTIN, C., 1977. - Quelques aspects de la biochimie de la floraison. "Le Sélectionneur français". Bulletin de l'Association des Sélectionneurs français, 23, 27-31.

MARTIN-TANGUY, J., MARTIN, C., GALLET, M., 1973. - Présence de composés aromatiques liés à la putrescine dans divers *Nicotiana* virosés. C.R. Acad. Sc., Paris, 276, série D, 1433-1435.

MARTIN-TANGUY, J., MARTIN, C., GALLET, M., VERNOY, R., 1976. - Sur de puissants inhibiteurs naturels de multiplication du virus de la mosaïque du Tabac. C.R. Adad. Sc., Paris 282, série D, 2231-2234.

McMILLAN, C., 1974. - Photoperiodic responses in experimental hybrids of cockleburs. Nature, 249, 180-183.

McNEILLY, T., ANTONOVICS, J., 1968. - Evolution in closely adjacent plant populations. IV. Barriers to gene flow. Heredity 23, 205-218.

METCALF, R.A., FERNANDEZ, A., WILLIAMS, R.F., 1975. - The genesis of form in bulrush millet (*Pennisetum americanum* (L.)). Aust. J. Bot., 23, 761-773.

MOORE, T.C., 1979. -Biochemistry and physiology of plant hormones. Springer Verlag - Heidelberg, pp. 274, 164 Fig.

MULDON, D.K., PEARSON, C.J., 1979. - The hybrid between *Pennisetum americanum* and *P. purpureum*. Herbage abstracts 49, 189-199.

MURFET, I.C., 1971. - Flowering in pisum : three distinct phenotypic classes determined by the interaction of a dominant early and a dominant late gene. Heredity, 26, 243-257.

MURFET, I.C., 1971. - Flowering in pisum : a three-gene system. Heredity, 27, 93-110.

MURFET, I. C., 1971. - Flowering in *Pisum* : reciprocal grafts between known genotypes. Aust. J. biol. Sci., 24, 1089-1101.

MURFET, I.C., 1973. - Flowering in *Pisum* : Hr, a gene for high response to photoperiod. Heredity 31, 157-164.

MURFET, I.C., 1973. - Flowering in *Pisum* : the effect of cotyledon removal on genotypes lf, E, Sn, hr and lf, e, Sn, hr. Aust. J. biol. Sci.,26, 669-673.

MURFET, I.C., REID, J.B., 1973. - Flowering in *Pisum* : Evidence that gene Sn controls a graft-transmissible inhibition. Aust. J. biol. Sci., 26, 675-677

MURFET, I.C., REID, J.B., 1974. - Flowering in *Pisum* : The influence of photoperiod and vernalising temperatures on the expression of genes Lf and Sn. Z. Pflanzenphysiol. 71, 323-331.

MURFET, I.C., 1975. - Flowering in *Pisum* : multiple alleles at the Lf locus. Heredity 35, 85-98.

MURFET, I.C., 1977. - Environmental interaction and the genetics of flowering. Ann. Rev. Plant. Physiol., 28, 253-278.

NAYLOR, A.W., 1961. - The photoperiodic control of plant behaviour. In. Encyclopedia of plant physiology, ed. W. Ruhland. Spinger-Verlag, 16, 331-389.

NIANGADO, O., 1978. - Contribution à l'étude de la précocité de floraison chez le mil (*Pennisetum typhoïdes* Stapf et Hubbard) : Analyse de l'évolution de séries de back-crosses vers l'isogénie. D.E.A. option amélioration des plantes. Université Paris XI - Orsay.

NIANGADO, O., 1981. - Utilisation des rétrocroisements chez le mil (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke. 1-Pour changer le régime de floraison. 2-Pour exploiter la variabilité génétique des formes spontanées. Thèse de 3ème cycle (Amélioration des plantes) Université Paris XI - Orsay.

NOZERAN, R., 1978. - Réflexions sur les enchaînements de fonctionnement au cours du cycle des végétaux supérieurs. Bull. Soc. bot. Fr., 125, 263-280.

OKA, H.I., CHANG, W.T., 1960 - Variation in photoperiodic response among wild rice population of Thaïland. Annu. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn. 10, 56-57.

OKA, H.I., HU, C.H., CHANG, W.T., 1959. - Variation in photoperiodic sensitivity among and within populations of *Oryza perennis* and other wild *Oryza* species. Annu. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn. 9, 47-48.

ONG, C.K., EVERARD, A., 1979. - Short day induction of flowering in Pearl millet (*Pennisetum typhoides*) and its effect on plant morphology. Expl. Agric., 15, 401-410.

PANTULU, J.V., KRISHNA, M.R., 1982. - Cytogenetics of Pearl millet. Theor. Appl. Genet., 61, 1-17

PAYNOT, M., MELIN, D., MARTIN, C., 1971. - Existence d'un gradient d'activité phénylalanine ammoniac lyase chez *Nicotiana tabacum* var. Xanthi n. c. et *Periploca groeca* L. C.R. Acad. Sc., Paris 273, 749-751.

PERNES, J., SAVIDAN, Y., RENE-CHAUME, R., 1975. - *Panicum* : Structures génétiques du complexe des Maximae et organisation de ses populations naturelles en relation avec la spéciation. Boissiera, 24, 383-402.

PERNES, J., BELLIARD, J., 1979. - Mise en évidence d'un point d'articulation important dans le contrôle photopériodique de la floraison du mil. Actes du colloque : Elaboration et justification des modèles. Applications en biologie. Tome I. (C.N.R.S. - C.E.A. - E.N.S. - I.H.E.S.)

PERNES, J., NGUYEN VAN, E., BENINGA, M., BELLIARD, J., 1980. - Analyse des relations génétiques entre formes spontanées et cultivées chez le mil à chandelle. II. Etude de 3 familles F_2 issues d'hybrides entre une plante d'un écotype de *Pennisetum mollissimum* (L.) et 3 lignées de mil cultivé *Pennisetum americanum* (L.) Leeke. Ann. Amelior. Plantes, 30 (3) 253-269.

PHUL, P.S., SINGH, T.H., GUPTA, S.P., 1970. - Diallel analysis of earliness in Pearl millet. Indian J. Genet. 30, 3, 645-649.

POKHRIYAL, S.C., RAO, S.B.P., MANGATH, K.S., RAJPUT, D.D., 1966. - Effect of inbreeding on yield and other characters in Pearl millet. Indian J. Genet., 26, 2, 210-216.

PORTERES, R., 1957. - Compagnonnage agraire et génétique biogéographique chez les riz cultivés. C.R. Soc. Biogéogr., 298, 68-99.

POWELL, J.B., HANNA, W.W., BURTON, G.W., 1975. - Origin, cytology and reproductive characteristics of haploïds in Pearl millet. Crop.Sci., 15, 389-392.

RAM, H.H., SINGH, A., 1975. - Genetics of days to heading in Pearl millet. Indian J. genet. 35, 1, 54-56.

RAMANUJAM, S., VERMA, V.S., 1976. - Combining ability for some fodder attributes in Pearl millet. Indian J. Genet. 36, 3, 371-378.

RAMON, D.C., 1968. - Pour une meilleure compréhension de la croissance et du développement des mils penicillaires. Agronomie tropicale, France, 23, 884-863.

REID, J.B., MURFET, I.C., 1974. - Flowering in *Pisum* : Effect of 2-chloroethylphosphonic acid and indole-3-acetic acid. Aust. J. Plant Physiol. 1, 591-594.

REID, J.B., MURFET, I.C., 1975. - Flowering in *Pisum* : the sites and possible mechanisms of the vernalization response. J. Exp. Bot. 26, 860-867.

REID, J.B., DALTON, P.J., MURFET, I.C., 1977. - Flowering in *Pisum* : Does gibberellic acid directly influence the flowering process ? Aust. J. Plant. Physiol. 4, 479-483.

REID, J.B., MURFET, I.C., 1977. - Flowering in *Pisum* : The effect of genotype, plant age, photoperiod and number of inductive cycles. J. Exp. Bot. 28, 811-819.

RIGOUZZO, A.L., 1981. - Etude des modifications des ADN de tabac au cours de l'induction florale. D.E.A. option amélioration des plantes. Paris XI - Orsay.

ROBERTS. E.H., CARPENTER, A.J., 1962. - Flowering response of rice to different photoperiods of uniform daily amounts of light radiation. Nature 196, 1077-1078.

ROOD, S.B., MAJOR, D.J., 1981. - Diallel analysis of leaf number, leaf development rate, and plant height of early maturing maize. Crop Science, 21, 867-873.

ROOD, S.B., MAJOR, D.J., 1981. - Diallel analysis of the photoperiodic response of maize. Crop Science, 21, 875-878.

SALANOUBAT, M., 1980. - Contribution à la connaissance du photopériodisme du mil (*Pennisetum americanum*) par l'étude de caractères floraux et de marqueurs enzymatiques. D.E.A. option amélioration des plantes. Université Paris XI - Orsay

SANDMEIER, M., BENINGA, M., PERNES, J., 1981. - Analyse des relations entre formes spontanées et cultivées chez le mil à chandelle. III. Etude de l'hérédité des estérases et des péroxydases anodiques. Agronomie, 1, (6), 487-494.

SEN, P.K., BANERJEE, S.P., 1967. - Inheritance of photoperiodic reaction in rice. II. Studies in the F_3 and F_4 generations of aus (photo-insensitive) and aman (photo-sensitive) crosses. Indian J. Agric. Sci. 37, 1-14.

SEN, P.K., MITRA, G.N., 1958. - Inheritance of photoperiodic reaction in rice. Nature 182, 119-120.

SINGH, B.B., MURTY, B.R., 1973. - A comparative analysis of biparental mating and selfing in Pearl millet (*Pennisetum typhoïdes*) S. et H. Theoret. Appl. Genetics, vol. 43, n° 1.

SINGH, D., LAL, S., 1969. - Gene effects and heterosis in Pearl millet. Indian J. Genet., 29, 1, 18-23.

SINGH, D., MISHRA, S.N., SINGH, A.B., SINGH, S.P., 1967. - Inheritance in Pearl millet. Indian J. Genetics, 27, 3, 426-428.

SISSOEFF, I., GRISVARD, J., GUILLE, E., 1976. - Presence of divalent cations bound to reiterative DNA sequences in higher plant and animal tissues. Progress in differenciation research. ed. N. Müller. Bérat et al. North Holland Publishing Company. Amsterdam, The Netherlands. p. 197-204.

SPITERI, A., 1979. - Etude de la différenciation florale au niveau moléculaire : interaction entre métaux et séquences itératives de l'ADN. Diplôme de stage d'option. E.N.G.R.E.F.

STAM, P., ZEVEN, A.C., 1981. - The theoretical proportion of the donor genome in near-isogenic lines of self-fertilizers bred by back-crossing. Euphytica, 30, 227-238.

TEWARI, S.N., 1973. - Diallel analysis of basal and nodal tillering in Pearl millet. Indian J. Genet., 33, 1, 64-68.

THOM, R., 1972. - Stabilité structurelle et morphogenèse. Essai d'une théorie générale des modèles. W.A. Benjamin, I. C. Reading, Massachusetts U.S.A.

TOURNOIS, J., 1912. - Influence de la lumière sur la floraison du houblon japonais et du chanvre déterminée par des semis hatifs. C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris. 155, 297-300.

TOURNOIS, J., 1914. - Etudes sur la sexualité du houblon. Ann. Sci. not. (Bot), 19, 49-191.

TRAN THAN VAN, K., 1978. - Morphogenesis in thin cell layers : concept, methodology and results. In "frontiers of plant tissue culture" (T.A. Thorpe, ed.) p. 37-48. 4th. Int. Congr. Plant Tissue Cell Culture, Calgary 20-25 August.

TSAI, K.H., OKA, H.I., 1965. - Analysis of genes controlling heading time in Taichung 65 and other rice varieties. Annu. Rep. Natl. Inst. Genet. 16, 70.

TYAGI, C.S., PARODA, R.S., ARORA, N.D., SINGH, K.P., 1975. - Heterosis and combining ability in Pearl millet. Indian J. Genet., 35, 3, 403-408.

UPADHYAY, M.K., MURTY, B.R., 1970. - Genetic divergence in relation to geographical distribution in Pearl millet. Indian J. Genet., 30, 3, 704-715.

UPADHYAY, M.K., MURTY, B.R., 1971. - Genetic diversity and combining ability in Pearl millet. Indian J. Genet., 31, 1, 63-71.

VERGARA, B.S., CHANG, T.T., 1976. - The flowering response of the rice plant to photoperiod : A review of the literature. Int. Rice Res. Inst. Tech. Bull. 8, 3rd ed.

VINCE-PRUE, D., 1975. - Photoperiodism in plants. Maidenhead. Engl : Mc Graw-Hill Book company, New York 444 pp.

VISHNU-MITTRE, 1968. - Changing economy in ancient India. In. C.A. Reed (ed.) The origins of agriculture. Monton, The Hague.

WADDINGTON, C.H., 1957. - The strategy of the genes. Allen and Unwin, Londres.

WATSON, P.J., 1970. - Evolution in closely adjacent plant populations. VII. An entomophilous species. *Potentilla erecta* in two contrasting habitats, 24, 407-422.

WELLENSIEK, S.J., 1960. - Les réactions photopériodiques des plantes de journée courte. C.R. Acad. Agric. France 46, 607-611.

YAGOUA, N.D., 1977. - Contrôle génétique de la sensibilité au photopériodisme chez le mil (*Pennisetum americanum*). D.E.A. option: amélioration des plantes. Université Paris XI. Orsay.

YAGOUA, N.D., 1979. - Contribution à l'étude du contrôle de la floraison par la sensibilité à la photopériode, de l'incidence du système génique d'insensibilité sur des caractères morphologiques et agronomiques d'une variété sensible de mil (*Pennisetum americanum* L.K. Schum).
Thèse doctorat de 3ème cycle. Paris XI. Orsay.